



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**  
Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional  
Unidad Oaxaca.

---

Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales  
(Biodiversidad Del Neotrópico)

**USO DE EPÍFITAS VASCULARES POR AVES EN UN BOSQUE DE ENCINO EN  
YANHUITLÁN, OAXACA**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:  
MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:  
**BIOL. JORGE DANIEL RUIZ CONTRERAS**

DIRECTORES:  
**DRA. DEMETRIA MARTHA MONDRAGÓN CHAPARRO**  
**DR. RICHARD EVAN FELDMAN**

**Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, México. Junio de 2019**

---



# INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

## ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca siendo las 12:00 horas del día 22 del mes de mayo del 2019 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CIIDIR OAXACA para examinar la tesis titulada: "Uso de epífitas vasculares por aves en un bosque de encino en Yanhuitlán, Oaxaca"

Presentada por el alumno:

Ruiz	Contreras							
Apellido paterno	Apellido materno							
Nombre(s) Jorge Daniel								
	Con registro: <table border="1" style="display: inline-table; border-collapse: collapse; text-align: center;"> <tr> <td>A</td><td>1</td><td>7</td><td>0</td><td>3</td><td>8</td><td>7</td> </tr> </table>	A	1	7	0	3	8	7
A	1	7	0	3	8	7		

aspirante de:

Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

### LA COMISIÓN REVISORA


Directores de tesis

  
 Dra. Demetria Martha Mondragón  
 Chaparro

  
 Dr. Richard Evan Feldman

  
 Dr. José Antonio Santos Moreno

  
 M. en C. Graciela Eugenia  
 González Pérez

  
 M. en C. Laura Martínez Martínez

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE  
PROFESORES

  
 Dr. Salvador Isidro Belmonte Jiménez



CENTRO INTERDISCIPLINARIO  
 DE INVESTIGACIÓN PARA EL  
 DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL  
 CIIDIR  
 OAXACA  
 IPN



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**  
**SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

**CARTA CESION DE DERECHOS**

En la Ciudad de Oaxaca el día 31 del mes de mayo el año 2019, el (la) que suscribe **Jorge Daniel Ruiz Contreras** alumno(a) del Programa de Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales con número de registro A170387, adscrito a Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional Unidad Oaxaca, manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección de los Dres. Demetria Martha Mondragón Chaparro y Richard Evan Feldman y cede los derechos del trabajo intitulado **“Uso de epífitas vasculares por aves en un bosque de encino en Yanhuatlán, Oaxaca”**, al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección danniellrum@sgmail.com. Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

Jorge Daniel Ruiz Contreras

Nombre y firma



CENTRO INTERDISCIPLINARIO  
DE INVESTIGACIÓN PARA EL  
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL  
C.I.I.D.I.R.  
UNIDAD OAXACA  
I.P.N.

## **AGRADECIMIENTOS**

### **Al CIIDIR-IPN, Unidad Oaxaca**

Por ser mi hogar los últimos dos años.

### **Directores de tesis**

Dra. Demetria Mondragón: por toda la confianza depositada en mí, por su apoyo en los momentos más difíciles y por acompañarme a lo largo de esta gran experiencia.

Dr. Richard E. Feldman, por su apoyo y sugerencias para el mejoramiento de esta investigación.

### **Comité**

Dr. Jose Antonio Santos Moreno: por sus consejos, asesorías y comentarios oportunos.

M. en C. Graciela E. González Pérez: por su atención y comentarios oportunos.

M. en C. Laura Martínez Martínez: por su atención y comentarios oportunos.

### **Maestra Emma Cisneros Palacios:**

Por su apoyo con material de campo, consejos y sus valiosos comentarios para mejorar esta tesis.

### **Comunidad de Tooxí y Yanhuitlán**

Al Comisariado de Bienes Comunales de Santo Domingo Yanhuitlán; a los agentes municipales de Tooxí: sin cuyo apoyo esta investigación no hubiera sido posible.

A mis guías, Álvaro Cruz y Luis Cruz: por su ayuda y acompañamiento invaluable.

A Ignacio Hernández y Constantino Hernández: por ofrecerme su hogar y amistad.

A las señoras Uvalda y Juana Cruz; y al señor Filemón Cruz: por su amistad y cariño.

### **Familia**

A mis hermanas Mónica, Elisa y Sofi: por su confianza y apoyo constante.

A mi madre, Rosa, y a mi padre, Jorge: por cuidarme siempre.

A mi abuela, Margarita: por su cariño.

A Laks y Drau: por todo su apoyo y cariño.

### **Amigas**

Érika, Estefanía y Mariela: por el cariño, inspiración y alegría.

Maritza y Paty: por todo su amor, compañía y cuidados.

Sandra: por tu amistad sincera y tu apoyo en los primeros días.

### **A la gente del monte**

A las aves, las plantas, la lluvia: por dejarme entrar en su casa.

A la Tierra: por alimentarnos con tan buenos frutos.

**A todos aquellos desconocidos cuyo trabajo diario hace posible la educación pública en México.**

## **Dedicatoria**

A toda la gente que ama la libertad.

## Resumen

Las aves son uno de los grupos de vertebrados más diversos, capaces de explotar numerosos recursos. Las plantas epífitas son una fuente importante de recursos para las aves en los ecosistemas neotropicales. Las interacciones entre aves y epífitas han sido observadas sobre todo en selvas húmedas perenes de los trópicos, pero poco se ha realizado en ecosistemas estacionales subtropicales. En el presente trabajo se documentan las interacciones entre aves y epífitas vasculares en un bosque de encino en la Mixteca Oaxaqueña y se exploran algunos posibles factores que las determinan. Los datos se recopilaron en puntos de conteo de aves ubicados en cuatro sitios con presencia de encinares y epífitas. En los puntos se contaron especies de aves y se registraron sus interacciones con epífitas. Para conocer la importancia de las epífitas para la comunidad de aves, se estimó el porcentaje de especies de aves de la comunidad que hace uso de las epífitas. También se evaluaron las características del hábitat que podrían influir en las interacciones a través de un análisis de redundancia (RDA). Por último, se realizó un análisis de redes para determinar la estructura de las interacciones y la especialización de las aves en el uso de las epífitas. Para determinar la especialización de cada especie, se obtuvieron medidas de centralidad. Los resultados muestran que el 41% de las especies de aves utilizan epífitas como sustrato de forrajeo, especialmente bromelias. Los principales grupos visitantes fueron nectarívoros (Trochilidae) e insectívoros (Parulidae), por lo que el néctar y los invertebrados fueron los recursos más solicitados. Las visitas a epífitas por parte de las dos especies de colibríes más abundantes (*Hylocharis leucotis* y *Eugenes fulgens*) respondieron a características distintas y opuestas del bosque; mientras que las visitas por parte de los insectívoros no se vieron afectadas por las características evaluadas. La red de interacción tuvo un anidamiento intermedio (NODF = 56.6) y una conectancia baja (0.17), lo cual indica que las especies generalistas visitan diversas especies de epífitas, pero frecuentan más a una o dos de ellas; mientras que algunas especies sólo visitan epífitas ocasionalmente. Las especies de colibríes *H. leucotis* y *E. fulgens*, fueron las más centrales en las interacciones entre nectarívoros y epífitas, con valores iguales de centralidad por intermediación (BC = 0.17), cercanía (CC = 1) y grado (DC = 4), resultado del uso compartido de las bromelias en flor, *Tillandsia bourgeai* y *T. prodigiosa*. Tres especies de parúlidos fueron las especies más centrales en la búsqueda de invertebrados: *Setophaga occidentalis*, *Oreothlypis superciliosa* y *Myioborus pictus*, con valores compartidos (BC = 0.4; CC = 1; DC = 15) y cercanos al del resto de los visitantes de estructuras no florales de las bromelias. La floración continua a lo largo del año de las especies de bromelias más comunes, permiten el sostenimiento de especies de colibríes residentes, brindándoles néctar incluso en temporadas donde otras plantas no florecen. Asimismo, para las aves insectívoras migratorias, los recursos presentes en las bromelias serían clave al contribuir en su supervivencia durante su época de reproducción. Esto se aplicaría también a las especies insectívoras residentes que dependerían de las epífitas a lo largo del año. Considerando lo anterior, se deduce que las epífitas son un recurso importante tanto para las aves residentes como migratorias presentes en el encinar.

## Abstract

Birds are one of the world's most diverse groups of organisms and capable of using many food resources. Vascular epiphytes are an important resource for Neotropical's birds. Interactions between birds and epiphytes have been observed mainly in tropical cloud forest and in a few occasions in subtropical seasonal forest. In this work I document the interaction of birds and vascular epiphytes in oak forest in the Mixteca region of Oaxaca, and explore some factors that could explain their interaction. Data were collected in point counts in four plots with vascular epiphytes and oaks. At each point, bird species and their interactions with epiphytes were recorded. We complemented the point counts with data taken using mist nets. In order to know the importance of vascular epiphytes for the bird community, we estimated the proportion of bird species that use vascular epiphytes. We also used a Redundancy Analysis to evaluate the habitat features that could influence the interactions between birds and epiphytes. Finally, we used network analysis to establish the structure of bird-epiphyte interactions structure by calculating network nestedness and connectance. We found that 41% of the oak forest's bird species use epiphytes; bromeliads (Bromeliaceae) were the most important foraging resource. The main bird groups visiting epiphytes were nectarivores (Trochilidae) and insectivores (Parulidae) suggesting that nectar and insect were the food resources most in demand. Visits to epiphytes by the two most abundant hummingbirds (*Hylocharis leucotis* and *Eugenes fulgens*), were related to different and opposing habitat features; meanwhile visits by insectivores were not related to the habitat features we measured. The interaction network had an intermediate nestedness (NODF= 56.6) and a low connectance (0.17). The results indicate that generalist species visit different epiphyte species but most often just one and some bird species only visit epiphytes occasionally. Hummingbird species *H. leucotis* y *E. fulgens*, were the most central in interactions between nectarivore birds and epiphytes, with equal values in betweenness (BC = 0.17), closeness (CC = 1) and degree (DC = 4) centrality, as result of shared use of flowering bromeliads, *Tillandsia bourgeai* and *T. prodigiosa*. Three parulid species were the most central species for searching invertebrates, *Setophaga occidentalis*, *Oreothlypis superciliosa* and *Myioborus pictus*, with shared values (BC = 0.4; CC = 1; DC = 15), near to other visitants of non floral structures of bromeliads. Continued flowering of common epiphytic bromeliad species throughout the year, facilitates the presence of resident hummingbirds by providing nectar even in periods when other plants lack flowers. Likewise, for migratory insectivore birds, the presence of insects in epiphytic bromeliads may contribute to their fitness during the breeding season. This fact also applies for resident insectivores that used epiphytes all year around. Considering our results, vascular epiphytes represent an important resource for resident and migratory birds of the Oaxacan oak forests.

## ÍNDICE

Resumen .....	6
Abstract.....	7
Índice de Figuras.....	10
Índice de cuadros.....	11
Índice de anexos .....	12
INTRODUCCIÓN .....	13
OBJETIVOS .....	15
General .....	15
Específicos .....	15
HIPÓTESIS .....	15
ANTECEDENTES.....	16
Importancia de las aves en los ecosistemas.....	16
Importancia de las epífitas en los ecosistemas .....	18
Interacciones entre aves y epífitas.....	19
Colibríes y epífitas.....	20
Aves insectívoras y epífitas.....	21
Aves frugívoras y epífitas.....	22
MÉTODOS .....	22
Área de estudio.....	22
Muestreo en campo .....	23
Selección de sitios de muestreo .....	23
Composición de la comunidad de aves visitantes de epífitas, usos y recursos obtenidos .....	24
Grado de especialización entre aves y epífitas .....	26
Características del hábitat que influyen en el uso de epífitas por las aves.....	26
Importancia de las epífitas para la comunidad de aves .....	26
Análisis de datos .....	27
Composición de la comunidad de aves que usa las epífitas .....	27
Riqueza de aves .....	27
Usos y recursos obtenidos por la comunidad de aves .....	29
Grado de especialización .....	30
Características del hábitat que influyen en el uso de epífitas por las aves.....	32



Importancia de las epífitas para la comunidad de aves .....	33
RESULTADOS.....	34
Composición de la comunidad de aves que utiliza epífitas.....	34
Usos y recursos obtenidos de las epífitas.....	41
Grado de especialización .....	44
Características del hábitat que influyen en el uso de epífitas por las aves.....	49
Abundancia de epífitas y aves .....	49
Hábitat y visitas de colibríes .....	49
Hábitat y visitas de otras aves .....	51
Importancia de las epífitas para la comunidad de aves .....	52
DISCUSIÓN .....	54
Composición de la comunidad de aves visitantes de epífitas, usos y recursos obtenidos ..	54
Grado de especialización .....	60
Características del hábitat que influyen en el uso de epífitas por las aves.. <b>¡Error! Marcador no definido.</b>	
Importancia de las epífitas para la comunidad de aves .....	63
CONCLUSIONES.....	64
REFERENCIAS .....	67
ANEXOS.....	75

## Índice de figuras

Figura 1. Curva de acumulación de especies de aves que visitaron epífitas en Tooxi .....	38
Figura 2. Riqueza observada de especies (Sobs) visitantes de epífitas en Tooxí .....	38
Figura 3. Familias de aves visitantes a epífitas y número de especies por familia .....	39
Figura 4. Número de visitas realizadas por familia de ave. ....	40
Figura 5. Especies de aves con el mayor número de visitas a epífitas. ....	40
Figura 6. Variación temporal del número de visitas de aves a epífitas vasculares .....	44
Figura 7. Red de interacciones entre las especies de la comunidad de Tooxí. ....	46
Figura 8. Red proyectada de colibríes que visitaron epífitas en Tooxí.....	47
Figura 9. Red de las aves que visitaron o usaron epífitas por un recurso distinto del néctar. .....	48
Figura 10. Diagrama de ordenamiento de las dos especies más abundantes de colibríes respecto a las características del hábitat en Tooxí.....	50
Figura 11. Gráfico de dispersión de las especies más abundantes de aves no nectarívoras respecto a las características del hábitat en Tooxí.....	52
Figura 12. Curva de acumulación de especies de aves registradas en el bosque de encino en Tooxi .....	53
Figura 13. Riqueza observada de especies (Sobs) en el bosque de encino de Tooxí.....	54

## Índice de cuadros

Cuadro 1. Aves registradas como visitantes de epífitas en el bosque de encino de Tooxí..	35
Cuadro 2. Especies de epífitas visitadas por aves .....	42
Cuadro 3. Comportamientos y recursos obtenidos de las visitas registradas a las epífitas	43
Cuadro 4. Valores de centralidad para las especies de colibríes que establecieron interacciones con especies de bromelias epífitas en Tooxi. ....	47
Cuadro 5. Valores de centralidad para las especies de aves que visitaron bromelias epífitas en Tooxi en busca de recursos distintos al néctar. ....	48
Cuadro 6. Importancia de los componentes en el análisis de redundancia (RDA) para agrupar a las dos especies de colibríes más abundantes en Tooxí .....	49
Cuadro 7. Importancia de los componente en el análisis de redundancia (RDA) para agrupar a las especies de aves no nectarívoras más abundantes en Tooxí. ....	51

## Índice de anexos

Anexo 1. Aves registradas en el bosque de encino de Tooxí .....	75
Anexo 2. Curvas de rango abundancia de la comunidad de aves en el bosque de encino de Tooxí y de la comunidad de aves visitantes de epífitas. ....	80
Anexo 3. Comparación entre la abundancia de las dos especies de epífitas más abundantes y las dos especies de colibríes más abundantes por punto de conteo. ....	81
Anexo 4. Relación entre la abundancia de dos especies de bromelias epífitas ( <i>Tillandsia bourgeai</i> y <i>T. prodigiosa</i> ) y el número de visitas de las especies de colibrí más abundantes ( <i>Eugenes fulgens</i> y <i>Hylocharis leucotis</i> ) observadas en puntos de conteo en el bosque de Tooxí. ....	84

## INTRODUCCIÓN

Las aves han alcanzado una gran diversidad, debido a sus adaptaciones morfológicas, fisiológicas y conductuales, al punto que explotan una gran variedad de recursos alimenticios, como frutos, néctar, semillas, invertebrados y vertebrados (Gill, 2007). El papel que las aves juegan en los ecosistemas es fundamental para su funcionamiento, en virtud de las interacciones que establecen con otros organismos, siendo algunas de las más importantes la polinización, la dispersión de semillas y la regulación de poblaciones de insectos mediante la depredación (Whelan *et al.*, 2008).

Se ha sugerido que en los ecosistemas neotropicales, la alta diversidad de aves presente es facilitada por la presencia de ciertos atributos estructurales en el dosel de los bosques, tales como la acumulación de residuos orgánicos y la diversidad epífitas (Nadkarni y Matelson, 1989; Nadkarni, 1994). Las epífitas son plantas que se reproducen y viven sobre otras plantas sin ser parásitas en ninguna etapa de su vida (Zotz, 2016). Como parte del dosel influyen sustancialmente en la regulación del microclima (Stuntz *et al.*, 2002a) y en la captación y reciclaje de nutrientes (Nadkarni, 1994; Zotz, 2016). De tal manera, promueven el establecimiento de especies animales que utilizan directamente sus estructuras o los microhábitats creados a su alrededor (Nadkarni y Matelson, 1989; Kessler y Krömer, 2000; Piacentini y Varassin, 2007; Cruz-Angón *et al.*, 2008; Angelini y Silliman, 2014; Wells, 2016).

Numerosas familias de aves obtienen beneficios de las interacciones con epífitas en distintos ecosistemas (Nadkarni y Matelson, 1989; Cestari, 2009; Cruz-Angón y Greenberg, 2005). Las aves visitan epífitas principalmente para obtener alimento (sobre todo néctar, invertebrados y frutos; en ese orden), agua para beber y bañarse, material para construcción de nidos y sustrato de anidamiento (Nadkarni y Matelson, 1989; Cestari, 2009; Cruz-Angón y Greenberg, 2005). Asimismo, se ha probado, que algunas especies que usan directamente epífitas para obtener alimento y anidar en ellas, seleccionan sus hábitats en función de la densidad de epífitas, prefiriendo aquéllos con mayor densidad (Cruz-Angón *et al.*, 2008).

Las interacciones entre aves y plantas reflejan procesos de coevolución, como se ha sugerido que ocurre entre los colibríes y las bromelias, aunque a menudo la coevolución es difusa (Piacentini y Varassin, 2007). En las comunidades, la mayoría de las interacciones ocurren entre especies que no dependen fuertemente unas de otras y es más común que las interacciones sean asimétricas; o sea, que organismos especializados interactúen con otros que son generalistas (Bascompte y Jordano, 2007). Estos generalistas interactúan a su vez, con otras especies generalistas, dando lugar a estructuras anidadas que permiten la coexistencia de numerosas especies y asegurando la persistencia de los organismos más especializados (Bascompte *et al.*, 2003; Bascompte *et al.*, 2006). Los organismos generalistas son centrales en los ecosistemas porque conectan a los integrantes de las comunidades, interactuando incluso con especialistas que participan marginalmente con un núcleo dado, pero que forman parte de otro conformado por otras especies (Sazima *et al.*, 2010).

Los estudios enfocados directamente sobre interacciones entre aves y epífitas provienen principalmente de ecosistemas tropicales húmedos, a pesar de que ambos grupos de organismos se encuentran presentes y son diversos en otros biomas, incluso en condiciones xéricas (Reyes-García *et al.*, 2012). Así, por ejemplo, se han registrado hasta 117 especies de aves en bosques de encino (*Quercus*) en Guerrero, México (Almazán-Nuñez, 2009); mientras que Mondragón (2003) reporta la presencia de 63 especies de orquídeas y bromelias epífitas en un encinar húmedo en la Sierra Norte de Oaxaca.

Los bosques con presencia del género *Quercus* se extienden por el Neotrópico desde el centro de México hasta los Andes colombianos (Kappelle, 2006). Especies de *Quercus* características de estos bosques en México son *Q. castanea* Née, *Q. candicans* Née y *Q. crassifolia* Bonpl. (Corcuera y Zavala-Hurtado, 2006; Almazán-Nuñez, 2009; Maya-Elizarrarás y Schondube, 2015). México es centro de diversificación del género *Quercus* y, entre los estados de la República, Oaxaca destaca con 70 especies, el mayor número en México (Kappelle, 2006).

Considerando que los estudios enfocados sobre las interacciones de aves con epífitas realizados en bosques de encino son escasos y dada la importancia de las aves como prestadores de servicios ecosistémicos (Whelan *et al.*, 2008), y de las epífitas como recursos clave en los ecosistemas (Nadkarni, 1994), esta investigación propone evaluar el uso que las aves hacen de las epífitas vasculares en un bosque de encino en Yanhuitlán, Oaxaca. Por tanto, se busca responder en particular a las siguientes preguntas: ¿Qué especies de aves usan epífitas?, ¿qué usos y qué recursos obtienen de ellas?, ¿cuál es el grado de especialización de las aves respecto a los tipos de epífitas? y ¿cuál es la importancia de las epífitas para la avifauna en este tipo de bosque?

## **OBJETIVOS**

### **General**

Documentar las interacciones entre aves y epífitas vasculares en un bosque de encino y explorar posibles factores que las determinan.

### **Específicos**

- Determinar la composición de la comunidad de aves que usa las epífitas.
- Determinar los tipos de uso que las aves hacen de las epífitas y los recursos que obtienen de ellas a lo largo de un año.
- Estimar el grado de especialización de las aves respecto al uso de epífitas.
- Evaluar qué características del hábitat influyen en las visitas de aves a las epífitas.
- Determinar la importancia de las epífitas para la comunidad de aves del bosque de encino.

## **HIPÓTESIS**

1. Los recursos para las aves ofrecidos por las epífitas son principalmente néctar, invertebrados y frutos; se espera que en el bosque de encino el mayor número de visitas de

aves sea en búsqueda de estos recursos por especies de aves nectarívoras, insectívoras y frugívoras.

2. La comunidad de epífitas en Tooxí está dominada por bromelias, que son fuente de néctar para los colibríes, se espera que esta familia de aves registre el mayor número de visitas a las epífitas y que sea especialista en el uso de estas plantas entre la comunidad de aves.

3. En las interacciones mutualistas entre plantas y animales, la estructura de las interacciones está dominada por especies generalistas que interactúan con numerosas especies, en un patrón anidado, por lo que se espera observar un alto anidamiento en Tooxí.

4. La abundancia de epífitas influye en la abundancia, la composición de la comunidad de aves y la selección de hábitat por las aves; por tanto, se espera que la abundancia de epífitas determine la composición de la comunidad aviar que usa las epífitas, así como el número de visitas a las plantas.

## **ANTECEDENTES**

### **Importancia de las aves en los ecosistemas**

Las aves constituyen uno de los grupos de vertebrados más diversos; actualmente se estima que existen alrededor de 10 mil especies, dependiendo del concepto de especie utilizado (Navarro y Sánchez-González, 2002). Se encuentran presentes en todos los continentes y en todos los ecosistemas, aunque la mayor diversidad se encuentra en la Región Neotropical, donde se estima una riqueza de aproximadamente 3,715 y un porcentaje de endemismo del 42.7% (Navarro y Sánchez-González, 2002). En México habita aproximadamente el 10% de la riqueza mundial, con un estimado de 1,070 especies (Howell y Webb, 1995). Oaxaca es el estado mexicano más rico, con 744 especies (Navarro-Sigüenza *et al.* 2004), lo que representaría dos tercios de la riqueza nacional (Lavariega *et al.* 2016). Los estudios sobre avifauna en el estado son escasos y se encuentran restringidos a regiones y hábitats específicos. Entre ellos podemos contar el de Bojorges-Baños (2011), sobre diversidad en sistemas lagunares de la costa; y el de Santos *et al.* (2013), realizado en sistemas de cultivo en la Sierra Norte. Sobre la avifauna en la región de la Mixteca no se han



publicado estudios hasta el momento, aunque la riqueza en la zona comprendida entre el valle de Yanhuitlán y Huajuapán rondaría las 100 especies, de acuerdo con una estimación hecha por Blancas-Calva *et al.* (2010).

Entre las diferentes funciones que han sido reportadas para las aves en los ecosistemas, destacan la polinización, la dispersión de semillas y la regulación de poblaciones de insectos. Para la polinización se ha reportado que participan hasta 920 especies de aves dentro de nueve familias en todos los continentes, exceptuando a la Antártida (Whelan *et al.*, 2008). La polinización por animales involucra una interacción mutualista, debido a que los animales se benefician al obtener néctar o polen como alimento y las plantas un vector del polen para su fecundación (Ordano y Ornelas, 2004; Bascompte y Jordano, 2007). En América, y especialmente en la región neotropical, la composición de aves nectarívoras puede alcanzar hasta 10% de la avifauna en algunos ecosistemas y dentro de ellos, los colibríes han establecido fuertes mutualismos con grupos de plantas definidos, tales como las bromelias epífitas (Buzato *et al.* 2000; Piacentini y Varassin, 2007; Whelan *et al.*, 2008).

Actualmente del 30% al 50% de las especies de aves en los bosques tropicales dependen de frutos en su dieta y del 50% al 90% de las plantas son dispersadas por aves (Wilms y Kappelle, 2006). La forma más común de dispersión es la endozoocoria en la que las aves consumen frutos carnosos para luego defecar o regurgitar sus semillas en sitios adecuados para su germinación y establecimiento (Loiselle y Blake, 2002; Whelan *et al.* 2008). Algunos taxa se han especializado en este tipo de interacción, en la que tanto aves como plantas han desarrollado adaptaciones físico-químicas, morfológicas y conductuales que facilitan una dispersión eficiente; por ejemplo, especies de aves del género *Euphonia* que consumen y dispersan muérdagos (Viscaceae) y epífitas del género *Rhipsalis* (Cactaceae) (Guaraldo *et al.* 2013). A través de convergencia evolutiva, las plantas han logrado producir frutos que pueden ser explotados por las aves frugívoras en las comunidades, por lo que en estas interacciones se favorece la dominancia de especies frugívoras generalistas (Watson, 2001; Bascompte *et al.*, 2006). En este sentido, las aves son importantes para la regeneración de ecosistemas boscosos, ya que algunas especies pueden moverse entre fragmentos de

vegetación en distintas etapas de sucesión natural, dispersando semillas y promoviendo la regeneración y la disponibilidad de alimento (Wilms y Kappelle, 2006).

La depredación de insectos por las aves controla directamente poblaciones de especies que pueden ser potencialmente nocivas en altas densidades (Holmes *et al.*, 1979; Holmes, 1990; Torgersen *et al.*, 1990; Greenberg *et al.*, 2000). Se ha estimado que la depredación de lepidópteros por aves en bosques boreales mantiene a las poblaciones en densidades poblacionales bajas (Holmes *et al.*, 1979). De hecho, el impacto de la depredación aviar es mayor y limita la sobrevivencia de las poblaciones de insectos cuando estas se encuentran en niveles estables que cuando alcanzan altas tasas de crecimiento (Holmes, 1990; Torgersen *et al.*, 1990). El beneficio de las aves como depredadores de insectos se puede apreciar indirectamente en el desarrollo de las plantas, ya que el daño foliar por herbivoría redujo hasta un 30% la producción de biomasa en plántulas de árboles latifoliados (Marquis y Whelan, 1994).

### **Importancia de las epífitas en los ecosistemas**

De acuerdo con Zotz (2016), existen alrededor de 28 mil especies epífitas vasculares, distribuidas en 912 géneros y 73 familias, lo cual representa cerca del 9% de las plantas vasculares. Entre las familias con mayor número de especies epífitas podemos encontrar a las orquídeas (Orchidaceae), con cerca de 19 mil especies (70% de las epífitas), y a las bromelias (Bromeliaceae) con 1,800 (de 3,500 en la familia). La mayoría de las epífitas se distribuye en los trópicos, pero también en zonas subtropicales, con predominio del hemisferio austral sobre el boreal (Zotz, 2016). Los bosques húmedos perennifolios son los más diversos en epífitas, pero familias como Bromeliaceae también son abundantes, aunque menos ricas, en ecosistemas estacionales y xéricos (Benzing, 1990; Rundel y Dillon, 1998; Bernal *et al.*, 2005; Pinto *et al.*, 2006; Reyes-García *et al.*, 2012).

Las epífitas juegan un papel preponderante en los ecosistemas ya que intervienen en los ciclos biogeoquímicos e incrementan su biodiversidad, ya que brindan alimento, agua y refugio a numerosos organismos como son microorganismos, invertebrados, pequeños vertebrados y aves (Nadkarni, 1994; Stuntz *et al.*, 2002b). Asimismo, las epífitas contribuyen

en gran medida a conformar la estructura del dosel y a modificar el microclima no sólo en el dosel mismo sino en los estratos inferiores (Stuntz *et al.*, 2002a; Cruz-Angón *et al.* 2008). Esto influye sobre los animales que habitan en el bosque y en los distintos estratos del dosel. Por ejemplo, Stuntz *et al.* (2002a), demostraron que, a nivel micro climático, espacios adyacentes a plantas epífitas en una misma rama exhibían diferencias significativas en cuanto a condiciones micro ambientales (temperatura y humedad), capaces de incidir sobre los invertebrados que habitan las epífitas y otros micro ambientes asociados a éstas en el dosel. A su vez, Cruz-Angón *et al.* (2008), observaron que la presencia de epífitas en plantaciones de café de sombra se relacionaba con las decisiones de las aves al seleccionar hábitats apropiados para sus requerimientos de alimentación y reproducción. De igual manera Cruz-Angón y Greenberg (2005) registraron una tendencia a encontrar mayor riqueza de aves en parcelas de cafetales con sombra en donde el crecimiento de las epífitas era permitido, además de que en estas parcelas predominaban las aves propias del bosque mesófilo en donde las plantaciones fueron introducidas.

### **Interacciones entre aves y epífitas**

El grueso de las investigaciones sobre interacciones que involucran aves y epífitas se ha desarrollado en Centro y Sudamérica. Destacan los trabajos de Remsen (1985), en los Andes bolivianos; Nadkarni y Matelson (1989) en Monteverde, Costa Rica; Sillett (1994) y Sillett *et al.* (1997) en la Cordillera de Talamanca, Costa Rica; así como los de Cestari y Pizo (2008) y Cestari (2009), en el bosque atlántico de Brasil. En estas investigaciones se han registrado especies de aves que visitan epífitas, en algunos casos los comportamientos que desplegaron y, más importante, los recursos que obtuvieron.

A partir de estos y otros estudios, se sabe que por lo menos 112 especies de aves visitan e interactúan con epífitas (Cestari, 2009). Entre las familias de aves mencionadas como visitantes de las epífitas destacan algunas, tanto por el número de especies involucradas como por la frecuencia de visitas. Las familias con el mayor número de especies son Trochilidae, Thraupidae, Thamnophilidae, Furnariidae y Dendrocolaptidae; y de manera marginal, las familias Troglodytidae y Tyrannidae (Remsen, 1985; Nadkarni y Matelson,

1989; Sillett, 1994; Sillett *et al.*, 1997; Cestari y Pizo, 2008; Cestari, 2009). Dependiendo del nivel de clasificación de las epífitas usado por los autores, los grupos taxonómicos más explotados son los líquenes, las briofitas y, entre las epífitas vasculares, las bromelias (Remsen, 1985; Nadkarni y Matelson, 1989; Sillett, 1994; Cestari, 2009). El recurso más utilizado por las aves, en epífitas vasculares, es el néctar, seguido de los frutos y los invertebrados (Cestari, 2009). Sin embargo, la composición de la comunidad de aves difiere entre las regiones bajo estudio; mientras que Sillett (1994) registra principalmente especies insectívoras en la Sierra de Talamanca, Costa Rica, en el bosque atlántico brasileño se registra mayor actividad de colibríes (Piacentini y Varassin, 2007; Cestari y Pizo, 2008). A continuación, se mencionan algunos aspectos importantes de estas interacciones y los grupos involucrados en ellas.

### **Colibríes y epífitas**

Los eventos de interacción entre colibríes y epífitas, principalmente bromelias destacan por su importancia ecológica, pues son en general interacciones mutualistas de polinización (Buzato *et al.* 2000; Piacentini y Varassin, 2007). En las interacciones entre colibríes y las plantas que explotan, incluyendo a las epífitas, se pueden observar ciertos patrones generales. Uno de estos patrones es el del síndrome de troquilofilia: las epífitas visitadas, generalmente bromelias, exhiben flores con corolas tubulares, colores rojizos, ausencia de plataformas de percha para insectos, antesis diurna y falta de aroma (Arizmendi y Ornelas, 1990), además de una provisión continua de néctar y la apertura de pocas flores por día durante largos periodos de tiempo (Ordano y Ornelas, 2004; Krömer *et al.* 2006; Schmid *et al.*, 2011). Estos últimos rasgos, junto a una disposición espacialmente dispersa de las fuentes de néctar, sobre todo en epífitas, promueve un comportamiento de forrajeo en el que algunas especies de colibríes siguen rutas definidas cíclicas y de larga distancia (*traplining*; Snow y Teixeira, 1982; Buzato *et al.* 2000). En general son los colibríes relativamente medianos y grandes, con pico largo, los que deben seguir tales rutas, impelidos por sus necesidades energéticas; estas características morfológicas les permiten explotar flores tubulares largas, excluyendo a las especies de colibríes pequeñas. En el bosque atlántico brasileño, se ha observado que los colibríes dentro de la subfamilia

Phaetorninae suelen ser ruteros (*trap-liners*) y generalmente son las especies dominantes en cuanto a competencia (Snow y Teixeira, 1982; Sazima *et al.*, 1995; Sazima *et al.*, 1996; Buzato *et al.*, 2000; Piacentini y Varassin, 2007).

Otro rasgo importante es la relativa generalidad de los colibríes al visitar plantas. En el Bosque Atlántico brasileño las especies *Ramphodon naevius* y *Phaethornis eurynome* son generalistas que visitan un gran número de plantas dispersas espacialmente (Snow y Teixeira, 1982). Sazima *et al.* (1995), por ejemplo, reportan que *R. naevius* visita 21 especies, entre ellas 11 epífitas: nueve bromelias y dos gesneriáceas (Gesneriaceae). En cuanto a *P. eurynome*, en el sureste de Brasil, visita 18 especies de las cuales ocho son epífitas: seis bromeliáceas y dos gesneriáceas (Sazima *et al.*, 1996). Por parte de las plantas, las especies de bromelias visitadas por los colibríes pueden ser especialistas: una de las especies de bromelias visitadas por *P. eurynome*, *Nidularium marigoii*, recibió únicamente a este colibrí; en tanto que otras dos, *Billbergia distachia* y *Canistrum cyathiforme*, lo hicieron en 81.2% y 85.7% de todas las visitas recibidas, respectivamente (Sazima *et al.*, 1996).

### **Aves insectívoras y epífitas**

En la Cordillera de Talamanca, Costa Rica, Sillett (1994) y Sillett *et al.* (1997) registraron un conjunto de especies de aves “especialistas” que exploran y forrajean preferentemente en elementos “epífitos” del dosel (p. ej. mantos de briofitas y líquenes) y epífitas vasculares. Entre estas aves sobresale el furnárido *Pseudocolaptes lawrencii*, cuyas visitas a bromelias tipo tanque fueron más frecuentes que a otras formas vegetales, incluyendo otras epífitas. El autor comparó el contenido estomacal de aves sacrificadas con muestras de artrópodos colectados en las bromelias y encontró una composición faunística similar, aunque más diversa en los estómagos que en las plantas (Sillett *et al.*, 1997). Los grupos de artrópodos más abundantes fueron los dermápteros, los ortópteros y los arácnidos; en tanto que los restos de huevos de insectos fueron parte importante en la dieta del furnárido. Por su parte, Cruz-angón y Greenberg (2005) registraron 22 especies de parúlidos (Parulidae), 18 de ellas migratorias, en parcelas con presencia de epífitas; la mayoría (18 especies) catalogada como insectívora, de las cuales una de ellas (*Mniotilta varia*) utilizó activamente las epífitas como

sustrato de forrajeo (128 registros) y otra más (*Setophaga pitiayumi*) como sustrato exclusivo de nidificación.

### **Aves frugívoras y epífitas**

Aunque los frutos aparecen como el segundo recurso explotado por aves en epífitas (Cestari, 2009), los reportes de interacción son escasos, quizá debido al hecho de que pocas especies de epífitas son dispersadas por animales (Madison 1977; Zozt 2016). Nadkarni y Matelson (1989) mencionan la fructificación de un arbusto epífita del género *Norantea* (Marcgraviaceae) en un bosque húmedo de montaña en Costa Rica, en el que fueron observadas aves de las familias Thraupidae y Ramphastidae. Cruz-Angón y Greenberg (2005) discuten que las epífitas *Anthurium scandens* (Araceae) y *Rhipsalis baaccifera* (Cactaceae) producen frutos durante la temporada reproductiva de las aves habitantes en cafetales de sombra, en un bosque mesófilo en Veracruz, México, por lo que serían aprovechados por éstas. Cestari (2009) menciona también aves de la familia Thraupidae y cita a Nadkarni y Matelson (1989) para apoyar la sugerencia de que éstas consumen frutos. En un análisis más profundo, Guaraldo *et al.* (2013) exploran la convergencia evolutiva entre los muérdagos de la familia Viscaceae y las cactáceas epífitas del género *Rhipsalis*, ambos dispersados por aves del género *Euphonia*. Estos autores concluyen que las características de los frutos de *Rhipsalis* (producción, fenología, morfología, propiedades químicas, tiempo de retención en la planta) y su distribución espacial en el ambiente, así como las adaptaciones fisiológicas, morfológicas y conductuales de las *Euphonia* colaboran a una interacción eficiente, donde las aves dispersan directamente las semillas de los frutos que les sirven de alimento, en micro hábitats adecuados para su germinación y el establecimiento de las plantas (Guaraldo *et al.* 2013).

## **MÉTODOS**

### **Área de estudio**

El área de estudio se encuentra en un bosque de encino de la comunidad de Tooxi (17°33'33.19" N, 97°22'52.01" W), municipio de Yanhuitlán, Oaxaca, México. Todos nuestros sitios en el área se localizaron entre los 2,400 a los 2,600 msnm. La temperatura

promedio anual es de 19.9 °C, mientras que la estación lluviosa comprende los meses de mayo a noviembre y la de estiaje desde diciembre a abril con una precipitación promedio de 570 mm (Comisión Nacional del Agua, 2007). Sin embargo, a pesar de los registros históricos, durante el año 2018 la precipitación más alta ocurrió entre agosto y diciembre, por lo que se tomaron los datos correspondientes a este periodo de la estación meteorológica más cercana (INIFAP: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias; estación Mixteca, Santo Domingo Yanhuitlán).

La vegetación natural en la zona se compone de bosque de encino y chaparral, con presencia de pastizal inducido y agricultura “no apreciable” (INEGI, 2015). Entre las especies de árboles más comunes se encuentran *Quercus glabrescens* Benth., *Q. glaucoides* M. Martens & Galeotti, *Q. rugosa* Née, *Q. depressa* Humb. & Bonpl., *Q. castanea* Née, *Juniperus flaccida* Schltl. y *Arbutus xalapensis* Kunth. (Ramírez-Martínez, com. pers.).

La comunidad de epífitas vasculares incluye a las especies de *Tillandsia bourgaei* Baker, *T. macdougallii* L. B. Smith, *T. prodigiosa* (Lem.) Baker, *T. recurvata* (L.) L., *T. usneoides* (L.), *Viridantha plumosa* (Baker) Espejo, *Pleopeltis konzatti* (Weath.) R. M. Tryon & A.F. Tryon, *Polypodium martensii* Mett., *Echeveria nodulosa* (Baker) Otto, *Alamania punicea* Lex. y *Laelia furfuracea* Lindl. (Ramírez-Martínez, com. pers.), entre otras.

## **Muestreo en campo**

### **Selección de sitios de muestreo**

Se seleccionaron cuatro sitios de muestreo en un área con presencia de bosque de encino y epífitas en los árboles, dentro de la zona de protección ecológica designada por la comunidad de Tooxi. A cada sitio le fue asignado un nombre de manera convencional (“Puerto”, “Adriana”, “Cañada”, “Cruz de Tabla”). Dentro de cada sitio se ubicó un transecto de 600 metros con tres puntos para observación de aves a lo largo de cada uno. Los puntos fueron separados uno de otro por una distancia de 200 metros, para minimizar la autocorrelación de los conteos de aves, medida con un dispositivo de GPS manual (Garmin GPSMAP 64). Se seleccionaron en total 12 puntos de observación en la zona de estudio,

cada uno georreferenciado con el mismo dispositivo GPS. Los sitios y transectos, así como la longitud de éstos (600 m), se situaron a lo largo de senderos existentes en áreas con presencia de epífitas, considerando la topografía del terreno y la distribución de fragmentos de bosque en la zona.

### **Composición de la comunidad de aves visitantes de epífitas, usos y recursos obtenidos**

Con la finalidad de registrar cuáles son las especies de aves que interactúan con las epífitas, así como el tipo de uso que hacen de ellas, se realizaron muestreos mensuales desde marzo de 2018 hasta febrero de 2019. Cada muestreo consistió de ocho días de observación, alternando los días para visitar cada sitio dos veces por mes. Diariamente se realizaron dos turnos de observación: uno matutino, comenzando 10 minutos después del amanecer para facilitar la visibilidad, y durante las cuatro horas siguientes; y otro vespertino, iniciando dos horas antes de la puesta del sol. La hora exacta de inicio de cada periodo de muestreo se ajustó, con ayuda del dispositivo GPS, conforme a la variación estacional en la salida y la puesta del sol a lo largo del año.

En cada visita diaria se recorrió el transecto correspondiente a partir de uno de los puntos de observación. Desde el centro de cada punto se observaron y registraron las visitas de aves ocurridas durante un periodo de 30 minutos. Al terminar cada periodo de observación se continuó caminando por el transecto a una velocidad estimada de 3 km/hora (medida con el dispositivo GPS) hasta llegar al siguiente punto de observación e implementar el periodo de 30 minutos, lo cual se repitió hasta visitar los tres puntos en el transecto. El orden del recorrido de los puntos de observación fue alternado en cada visita para mantener uniformidad en los horarios. Al transcurrir los 90 minutos de observación en los tres puntos se continuó recorriendo el transecto y realizando registros hasta completar las cuatro horas de observación.

Durante todo el periodo de observación se registraron fecha, sitio, punto de muestreo, hora de inicio y final del muestreo. Todos los registros de interacciones, tanto en puntos de conteo como en transectos, se realizaron sin considerar una distancia predefinida entre el observador y la detección de las aves. Las observaciones se realizaron de manera directa y



con binoculares (Bushnell, 10X 40). Los datos específicos tomados para cada interacción se detallan más abajo.

Las aves fueron identificadas taxonómicamente y de acuerdo a su estatus de residencia, endemismo y estatus de riesgo. La clasificación taxonómica sigue a la American Ornithological Society's Check-list of North American Birds y su última actualización (Chesser *et al.*, 2017). El estatus de residencia se asignó de acuerdo a las categorías de Howell y Webb (1995). Las aves residentes son las que se reproducen en México y permanecen en el territorio durante todo el año; los residentes de verano son aquellas que permanecen en el país durante su reproducción y migran hacia el sur durante el invierno; los visitantes de invierno permanecen en México durante el invierno boreal sin reproducirse; en tanto que los transitorios se reproducen en Norteamérica y cruzan el área en su migración invernal hacia el sur del continente (Howell y Webb, 1995). El endemismo de las especies se determinó siguiendo la propuesta de González-García y Gómez de Silva (2002). De acuerdo con estos autores, las especies endémicas son las que habitan dentro de los límites políticos de México; las especies cuasiendémicas son aquellas que se distribuyen más allá de las fronteras políticas de México en un área no mayor de 35, 000 km<sup>2</sup>; finalmente, las aves semiendémicas son las que permanecen sólo dentro del territorio mexicano durante una época del año (González-García y Gómez de Silva, 2002). El estatus de conservación se asignó de acuerdo a las categorías establecidas por la NOM-059-2010 (SEMARNAT, 2010) y la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES, 2017).

Como parte del registro de actividad de las aves y para determinar qué tipos y especies de epífitas visitan, se clasificó a las plantas epífitas de acuerdo a su grupo taxonómico: orquídeas, helechos, crasuláceas y bromelias. Estas últimas se dividieron en bromelias tipo tanque y bromelias atmosféricas. Las primeras tienen una estructura de roseta con hojas anchas y sobrepuestas, que les permite la captación y almacenamiento de agua y residuos orgánicos, de los cuales la epífita toma nutrientes (Zotz, 2016; Reyes-García *et al.* 2012); en tanto que las atmosféricas, como su nombre lo sugiere, captan nutrientes y agua de la

atmósfera, sin formar un tanque (Zotz, 2016; Martorell y Ezcurra, 2007). Dado que la identificación de las bromelias tipo tanque a nivel de especie es difícil cuando no cuentan con estructuras reproductivas, todas fueron agrupadas bajo el término “*Tillandsia spp.*” para los análisis.

### **Grado de especialización entre aves y epífitas**

Para determinar el grado de especialización en las interacciones entre aves y epífitas, se cuantificaron los registros de visitas, las especies visitantes a las plantas y la especie de planta visitada. Para el análisis de datos sólo se consideró la primera visita registrada para un mismo individuo de la misma especie de ave. Las visitas de dos o más individuos de una misma especie registradas al mismo tiempo durante el mismo periodo de observación fueron analizadas como registros independientes cada una.

### **Características del hábitat que influyen en el uso de epífitas por las aves**

Se realizó una caracterización del hábitat en los sitios para calcular la densidad de epífitas y otras características que pudieran influir en las visitas de las aves. En cada uno de los puntos de observación se estimó un círculo de 10 metros de radio (área de 314.16 m<sup>2</sup>) a partir del punto de observación. Dentro de cada círculo se contaron los árboles con un diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor a 10 cm, y se anotó su especie. Por cada árbol se registró el número y la especie de las epífitas vasculares cuya longitud estimada fuera mayor a 10 cm, considerando la observación de Sillett *et al.* (1997) de que las aves visitan principalmente bromelias de más de 10 cm. Otros estudios registran que las bromelias con mayor tamaño pueden ofrecer mayor cantidad de recursos a las aves, tales como invertebrados, debido a la acumulación de detritos y agua entre sus hojas (Sillett, 1994; Stuntz *et al.*, 2002b). La medición de estas y otras variables en cada punto de conteo se detalla más abajo.

### **Importancia de las epífitas para la comunidad de aves**

Para saber cuántas especies dentro de la comunidad de aves usan epífitas (el porcentaje que visitó epífitas), se registró la totalidad de especies de aves detectadas en el encinar. El inventario se elaboró registrando a las aves detectadas durante los primeros 10 minutos de

muestreo en un radio de 25 metros a partir del punto de observación. Para contar con un inventario lo más completo posible, durante cada muestreo matutino, en el sitio correspondiente, se instalaron redes de niebla para captura de aves a una distancia aproximada de 100 metros de cada punto de observación. Para este muestreo se utilizaron dos redes de 6 metros y una más de 12 metros. Las redes comenzaron a operar desde 20 minutos previos a la salida del sol hasta aproximadamente cuatro horas después. Las aves capturadas fueron identificadas y liberadas de inmediato en el mismo sitio. Para la instalación y monitoreo de las redes se contó con el apoyo de dos colaboradores capacitados.

### **Análisis de datos**

#### **Composición de la comunidad de aves que usa las epífitas**

##### ***Riqueza de aves***

Para determinar la riqueza de aves que usa epífitas se cuantificó el número de especies de aves que visitaron a las plantas. Con el fin de estimar la eficiencia del muestreo para registrar las aves presentes en el área de estudio, se construyó una curva suavizada de acumulación de especies. Esta curva representa la acumulación de las especies registradas en muestreos sucesivos y es producto de un remuestreo aleatorio simulado del conjunto de  $N$  muestreos (Gotelli y Codwell, 2001). En términos estadísticos, es la “esperanza” del número de especies observado en esfuerzos de muestreo crecientes (González-Oreja *et al.* 2010). Siguiendo a la literatura, se realizaron 100 remuestreos simulados al azar en el programa Estimate versión 9.1.0 (Colwell, 2013).

Una vez obtenido el promedio de especies observadas en los muestreos a través de la curva de rarefacción, ésta se ajustó a dos modelos asintóticos de acumulación de especies: el modelo de Dependencia Lineal y el modelo de Clench. El primero asume que conforme aumente el número de especies del inventario, en un intervalo dado de tiempo, la probabilidad de encontrar nuevas especies irá decreciendo en función al tamaño de la lista, llegando a una pendiente igual a cero (Soberón y Llorente, 1993). El modelo de Dependencia Lineal sigue la forma

$$ES = a/b1^{-bx}.$$

En donde “ES” es el número esperado de especies y “x” es el número acumulado de muestreos; “a” y “b” son parámetros constantes.

Si se quiere calcular el esfuerzo requerido para alcanzar la asíntota del inventario se puede aplicar la siguiente fórmula:

$$t_q = 1/b \ln[1/(1-q)]$$

En donde  $t_q$  es el esfuerzo de muestreo, “q” es la proporción dada que se proyecta alcanzar con el muestreo (en este caso se proyectó para 95% del muestreo; es decir, 0.95 del total) y “b” es un parámetro constante.

El modelo de Clench, en cambio, se basa en el supuesto de que conforme se invierta más esfuerzo de muestreo más se incrementará la probabilidad de sumar nuevas especies al inventario (Soberón y Llorente, 1993). El modelo tiene la forma:

$$ES = ax/1+bx$$

En donde “ES” es el número esperado de especies y “x” es el número acumulado de muestreos; mientras que “a” y “b” son parámetros constantes.

La fórmula para calcular el esfuerzo requerido para alcanzar la asíntota del inventario es:

$$t_q = q/[b(1-q)]$$

En donde  $t_q$  es el esfuerzo de muestreo requerido para alcanzar la proporción dada (q) que se proyecta alcanzar y “b” es un parámetro constante.

El ajuste de los modelos a la curva de acumulación se realizó en el programa STATISTICA versión 8.0 (Statsoft, 2007). Los valores asíntóticos estimados por los modelos fueron utilizados como límite inferior (el valor más bajo) y superior (el más alto) de la riqueza estimada.

Una vez obtenido el valor asintótico del inventario aviar mediante los modelos de acumulación, se comparó la riqueza probable con el estimador de riqueza no paramétrico Jackknife 1, adecuado para esfuerzos de muestreo creciente en comunidades de aves en ecosistemas sujetos a perturbación (González-Oreja *et al.*, 2010).

El mismo procedimiento descrito se siguió también para cuantificar la comunidad de aves presente en el bosque de encino, con la finalidad de evaluar la importancia de las epífitas y su uso por las aves en el área de estudio. Los datos usados para este análisis fueron tomados de los conteos directos durante los primeros 10 minutos en cada periodo de 30 minutos y se combinaron con los datos provenientes de las capturas en las redes de niebla durante los muestreos matutinos.

### **Usos y recursos obtenidos por la comunidad de aves**

Para determinar qué aves visitan epífitas y con qué frecuencia, así como los usos que hacen de ellas, los registros de aves que interactuaron con epífitas fueron ordenados de acuerdo al número de visitas por especie y familia (especies por familia; visitas por familia; visitas por especie). Los registros de usos y recursos obtenidos de las epífitas por las aves fueron ordenados considerando el número de visitas por cada grupo taxonómico de las epífitas, su tipo (tanque o atmosférica) y especie. Asimismo, fueron ordenados los registros de visitas en búsqueda de recursos considerando el comportamiento exhibido por las aves y el recurso obtenido. Los comportamientos fueron categorizados como “forrajeo”, cuando el ave fue observada consumiendo o tomando algún elemento de las epífitas (v. g. néctar o invertebrados); y “exploración”, cuando el ave sólo examinó alguna estructura de las epífitas sin tomar nada de ella. Los recursos fueron categorizados como “néctar”, cuando el ave sondeó con el pico la corola de las flores; “invertebrados”, cuando se confirmó que el ave tomó un animal de este tipo; “residuos”, si el ave tomó un recurso alimenticio que fuera un animal o néctar (v. g. frutos de otras plantas); e “indeterminado”, cuando se observó que el ave tomó un elemento de la planta pero éste no fue identificado.

Para observar la variación temporal en los usos y recursos obtenidos por las aves de las epífitas se comparó el número de visitas con la fenología reproductiva de las epífitas y las

estaciones de lluvias y estiaje a lo largo del año. Para ello se consideró el registro de precipitación obtenido por la estación meteorológica del INIFAP-Yanhuitlán.

### **Grado de especialización**

Para analizar el grado de especialización de las aves en el uso de las epífitas, se exploró primero si las visitas de las aves a las epífitas se debían a la disponibilidad de éstas y a la abundancia de las aves; para ello se realizaron regresiones lineales entre la frecuencia de visitas en función de la abundancia de las epífitas (Anexo 4). Si la regresión fuera significativa, las interacciones de aves con epífitas se deberían probablemente a la abundancia de las epífitas; de lo contrario, sería probable que otros factores, tales como los atributos biológicos de las plantas, de las aves o las características del hábitat, explicaran la frecuencia de visitas. Luego, se realizó un análisis de redes de interacción ecológica, el cual utiliza representaciones gráficas de comunidades cuyos elementos (especies, en este caso) se relacionan de manera directa o indirecta en diferentes procesos (Bascompte *et al.*, 2003; Bascompte y Jordano, 2007). El patrón de agregación de una red indica la manera en la que interactúan las especies y con quién lo hacen (García, 2016).

El análisis de las interacciones entre aves y epífitas en Tooxí consistió en la construcción de dos tipos de redes. Por una parte, se elaboró una red bipartita de la comunidad que incluyó dos tipos de elementos: todas las especies de aves visitantes de epífitas y todas las especies de epífitas visitadas. Por otra parte, se construyeron dos redes monopartitas (o unimodales) que incluyeron, respectivamente, sólo especies de aves involucradas en un tipo de interacción específica. Se decidió construir dos tipos de redes debido a que se registraron dos tipos de interacciones diferentes: por un lado visitas de colibríes a bromelias en búsqueda de néctar; por otro, visitas de otras especies de aves en búsqueda de recursos distintos al néctar.

Las representaciones gráficas de las redes de interacción se componen de nodos y vínculos entre éstos (Bascompte y Jordano, 2007). En la red bipartita de Tooxí los nodos corresponden, por un lado, a las especies de plantas epífitas y, por el otro, a las especies de aves. Los vínculos en esta red representan visitas de aves a las epífitas. En las redes

monopartitas, los nodos representan especies de aves y los vínculos señalan visitas compartidas a una misma especie de epífita. Las redes monopartitas de aves son proyecciones de la red bipartita de Tooxí y su principal ventaja es que a partir de éstas se puede identificar el papel que siguen algunos de los elementos (especies) en la estructura de la red y en la evolución de la misma (Gargiulo *et al.* 2015). El análisis de la red bipartita se desarrolló con los paquetes *bipartite*, *network* y *vegan*, del programa informático R (R Core Team, 2018); en tanto que las redes monopartitas se construyeron y analizaron con Cytoscape, versión 3.7.1 (Shannon *et al.*, 2003).

En el análisis de la red bipartita se implementaron mediciones a nivel de la red; en tanto que para el análisis de las redes monopartitas se usaron métricas a nivel de especie, con el fin de evaluar el grado de especialización de cada especie de ave. Las medidas empleadas en el análisis a nivel de la red bipartita fueron el anidamiento por solapamiento de nodos (NODF), la conectancia ponderada (*weighted connectance*, WC), la asimetría por fuerza de interacciones, la equidad de interacciones y el grado de especialización ( $H_2$ ) (García, 2016). Las medidas de centralidad utilizadas para medir la estructura de las redes monopartitas fueron la centralidad por grado (DC), por cercanía (CC) y por intermediación (BC; Sazima *et al.*, 2010).

En cuanto al análisis a nivel de la red, el anidamiento basado en NODF (Almeida-Neto *et al.* 2008) considera las diferencias en proporción de interacciones entre especies, así como el número de veces que éstas interactúen, dentro de una red bipartita, conforme éstas se encuentren más o menos anidadas respecto al núcleo principal de generalistas; sus valores van de 0 a 100, en donde 100 señala una red perfectamente anidada y 0 una dividida en compartimentos (Almeida-Neto *et al.* 2008; Rodríguez-Flores *et al.* 2019). La conectancia (C) mide la densidad de la red considerando la proporción de interacciones efectivamente establecidas respecto al número a todas las posibles (Lara-Rodríguez *et al.*, 2012, García, 2016); en este caso se consideró también el peso de las interacciones (WC). Entre mayor sea el valor de WC, mayor será la conectancia dentro de la red. La asimetría por fuerza de interacciones cuantifica la asimetría promedio en la dependencia entre los pares de

especies que interactúan; si su valor es positivo indica mayor dependencia de las especies visitantes (i. e. las aves), mientras que un valor negativo indicaría mayor dependencia de las plantas. La equidad de interacciones pondera la dominancia en los pesos de las interacciones dentro de la red, con valores que van de 0 a 1, en donde un valor cercano a cero indica una marcada dominancia o bien, la presencia de parejas que interactúan con mayor fuerza que otras. Cabe señalar que la fuerza como parámetro de una interacción indica el número de veces que se verifica la misma interacción entre dos especies, lo que remite a la dependencia de unas especies hacia otras (i. e. una especie que interactúa más con una especie respecto al resto es más dependiente de la primera; García, 2016). Finalmente, el grado de especialización mide la especialización de los elementos de la red, enfatizando la redundancia de las interacciones, con los valores más bajos (en un rango de 0 a 1) para comunidades donde existan más especies generalistas estableciendo interacciones similares (Blüthgen, 2010; García, 2016).

Por su parte, las medidas de centralidad destacan la importancia relativa de las especies dentro de la red. La centralidad por grado (DC) mide la posición de una especie de acuerdo al número de interacciones que establece; una especie central es generalista, tiene numerosas interacciones y muestra un valor alto de DC. La centralidad por cercanía (CC) toma en cuenta el número de interacciones directas o indirectas que hay entre una especie y las demás; valores altos indican que la intermediación entre dos especies es mínima. Asimismo, una especie con alto valor por intermediación de vínculos (BC) es aquella que vincula a varias especies o subconjuntos de especies; se encuentra en el “camino más corto entre otras especies” (Sazima *et al.*, 2010). Las medidas de centralidad obtenidas a partir de una red monopartita revelan posibles interacciones de competencia o facilitación entre especies que utilizan recursos de manera similar, por ejemplo, entre polinizadores o frugívoros (Padrón *et al.*, 2011).

### **Características del hábitat que influyen en el uso de epífitas por las aves**

Para observar las variables que podrían afectar las visitas de la comunidad de aves a las epífitas se aplicó un análisis de redundancia (RDA) basado en variables del hábitat. El RDA



combina la regresión lineal con el análisis de componentes principales (PCA) que permite modelar datos de respuestas multivariadas considerando la composición de una comunidad (Borcard *et al.*, 2011). Las variables utilizadas se midieron en cada uno de los puntos de conteo (n = 12) y fueron las siguientes: altitud sobre el nivel del mar (msnm), densidad de árboles (individuos de árboles/área), número de especies de árboles (S), altura promedio estimada de los árboles (m), cobertura promedio de los árboles (área de una elipse), diámetro de los troncos (DAP, medido a 1.5 m del suelo), riqueza de epífitas (S), densidad de epífitas (individuos/área), número de bromelias floreciendo y porcentaje de árboles ocupados por la bromelia *Tillandsia usneoides*. Para reportar los resultados se tomaron los componentes con eigenvalores igual o mayor a uno.

Debido a que se observó una diferencia entre los tipos de visitas que realizaron las aves, en cuanto al uso y recursos obtenidos de las epífitas, así como al componente taxonómico de los visitantes, se decidió dividir a la comunidad en dos subconjuntos. De tal modo, se aplicó el RDA por separado para cada subconjunto de la avifauna: uno para el de los colibríes, que visitaron a las bromelias para forrajear néctar, y otro al resto de las aves, que exploraron o forrajearon en estructuras diferentes de las flores de las plantas. Asimismo, para estos análisis se proyectaron sus gráficos de ordenación para visualizar la distribución de abundancias de las visitas. Todos los RDA fueron implementados usando la función “rda” del paquete *vegan* dentro del programa R, versión 3.5.2.

### **Importancia de las epífitas para la comunidad de aves**

La importancia de las epífitas para las aves fue valorada considerando el porcentaje de la comunidad aviar que utiliza a estas plantas de alguna forma. Además, se trazaron curvas de rango-abundancia, tanto para la comunidad de todas las aves cuantificadas en el bosque de encino como para el componente de aves visitantes de epífitas. Esto con la finalidad de observar la dominancia y la equidad en la comunidad y sus posibles implicaciones en la frecuencia de visitas y en la preferencia de las epífitas visitadas por las aves (Anexo 2).

## RESULTADOS

### Composición de la comunidad de aves que utiliza epífitas

Se registraron 21 especies que visitaron epífitas en busca de algún recurso (Cuadro 1). Estas especies pertenecen a tres órdenes (Passeriformes, Apodiformes y Piciformes), diez familias y 17 géneros (Cuadro 1). De acuerdo a los modelos de acumulación de especies, el esfuerzo de muestreo para alcanzar el 95% de la riqueza total de aves visitantes sería de 11.3 meses bajo el modelo de Dependencia Lineal; mientras que bajo el modelo de Clench, sería de 78.7 meses. La asíntota de la curva sería alcanzada al registrar 21.2 especies con el modelo de Dependencia Lineal y 28 especies con el modelo de Clench. La figura 1 muestra los valores observados y predichos para los 12 meses de muestreos realizados, sólo considerando registros de visitas a epífitas. A su vez, el estimador de riqueza Jack 1 estimó un valor de 30.09 especies en la composición de la comunidad que visita epífitas (Fig. 2).

**Cuadro 1.** Aves registradas como visitantes de epífitas en el bosque de encino de Tooxí, ordenadas de acuerdo a su taxonomía. Se anota su estatus de residencia, grado de endemismo, categoría de protección en la legislación mexicana y las especies de epífitas visitadas. El número de visitas registradas por especie de ave a cada epífitas se anota junto al nombre de la especie visitada. Se excluye una especie del género *Amazilia* (Trochilidae), cuya especie no fue determinada.

Taxonomía	Residencia	Endemismo	NOM-059	Epífita
<b>Orden:</b> Apodiformes				
<b>Familia:</b> Trochilidae				
<b>Género:</b> <i>Eugenes</i>				
<b>Especie:</b> <i>Eugenes fulgens</i>	Residente	No endémica	NA	<i>Tillandsia bourgeai</i> ; 17 <i>T. prodigiosa</i> ; 7 <i>Tillandsia sp.</i> ; 3
<b>Género:</b> <i>Lampornis</i>				
<b>Especie:</b> <i>Lampornis clemenciae</i>	Residente	Semiendémica	NA	<i>T. prodigiosa</i> ; 1
<b>Género:</b> <i>Amazilia</i>				
<b>Especie:</b> <i>Amazilia beryllina</i>	Residente	No endémica	NA	<i>Tillandsia bourgeai</i> ; 2
<b>Género:</b> <i>Hylocharis</i>				
<b>Especie:</b> <i>Hylocharis leucotis</i>	Residente	No endémica	NA	<i>Alamania punicea</i> ; 1 <i>Viridantha plumosa</i> ; 1 <i>T. calothyrsus</i> ; 3 <i>T. bourgeai</i> ; 26 <i>T. prodigiosa</i> ; 1
<b>Orden:</b> Piciformes				
<b>Familia:</b> Picidae				
<b>Género:</b> <i>Melanerpes</i>				
<b>Especie:</b> <i>Melanerpes formicivorus</i>	Residente	No endémica	NA	<i>T. bourgeai</i> ; 2 <i>Tillandsia sp.</i> ; 4
<b>Orden:</b> Passeriformes				
<b>Familia:</b> Corvidae				
<b>Género:</b> <i>Cyanocitta</i>				

<b>Especie:</b> <i>Cyanocitta stelleri</i>	Residente	No endémica	NA	<i>T. prodigiosa</i> ; 1 <i>Tillandsia sp.</i> ; 6
<b>Género:</b> <i>Aphelocoma</i>				
<b>Especie:</b> <i>Aphelocoma woodhouseii</i>	Residente	No endémica	NA	<i>T. prodigiosa</i> ; 2 <i>T. bourgeai</i> ; 1 <i>Tillandsia sp.</i> ; 6
<b>Familia:</b> Paridae				
<b>Género:</b> <i>Baeolophus</i>				
<b>Especie:</b> <i>Baeolophus wollweberi</i>	Residente	No endémica	NA	<i>T. prodigiosa</i> ; 1
<b>Familia:</b> Sittidae				
<b>Género:</b> <i>Sitta</i>				
<b>Especie:</b> <i>Sitta carolinensis</i>	Residente	No endémica	NA	<i>Tillandsia sp.</i> ; 1
<b>Familia:</b> Troglodytidae				
<b>Género:</b> <i>Thryomanes</i>				
<b>Especie:</b> <i>Thryomanes bewickii</i>	Residente	No endémica	NA	<i>T. usneoides</i> ; 1
<b>Familia:</b> Fringillidae				
<b>Género:</b> <i>Euphonia</i>				
<b>Especie:</b> <i>Euphonia elegantissima</i>	Residente	No endémica	NA	<i>Tillandsia sp.</i> ; 1
<b>Género:</b> <i>Spinus</i>				
<b>Especie:</b> <i>Spinus psaltria</i>	Residente	No endémica	NA	<i>Tillandsia sp.</i> ; 1
<b>Familia:</b> Passerellidae				
<b>Género:</b> <i>Junco</i>				
<b>Especie:</b> <i>Junco phaeonotus</i>	Residente	Cuasiendémica	NA	<i>Tillandsia sp.</i> ; 2
<b>Familia:</b> Icteridae				
<b>Género:</b> <i>Icterus</i>				
<b>Especie:</b> <i>Icterus graduacauda</i>	Residente	Cuasiendémica	NA	<i>Tillandsia sp.</i> ; 6
<b>Especie:</b> <i>Icterus parisorum</i>	Residente	No endémica	NA	<i>Tillandsia sp.</i> ; 1
<b>Familia:</b> Parulidae				

**Género:** *Oreothlypis*

**Especie:** *Oreothlypis superciliosa*      Residente      No endémica      NA      *T. prodigiosa*; 2  
*Tillandsia* sp.; 9

**Género:** *Setophaga*

**Especie:** *Setophaga coronata*      Visitante de invierno      No endémica      NA      *Tillandsia* sp.; 1

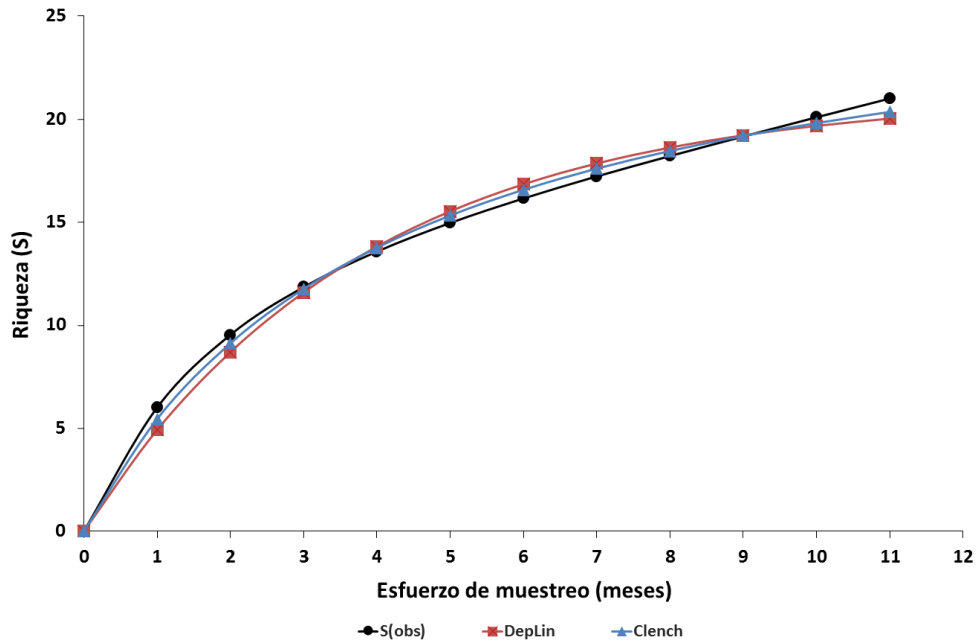
**Especie:** *Setophaga townsendi*      Visitante de invierno      No endémica      NA      *T. prodigiosa*; 3  
*Tillandsia* sp.; 3

**Especie:** *Setophaga occidentalis*      Visitante de invierno      No endémica      NA      *T. prodigiosa*; 2  
*T. usneoides*; 4  
*Tillandsia* sp.; 8

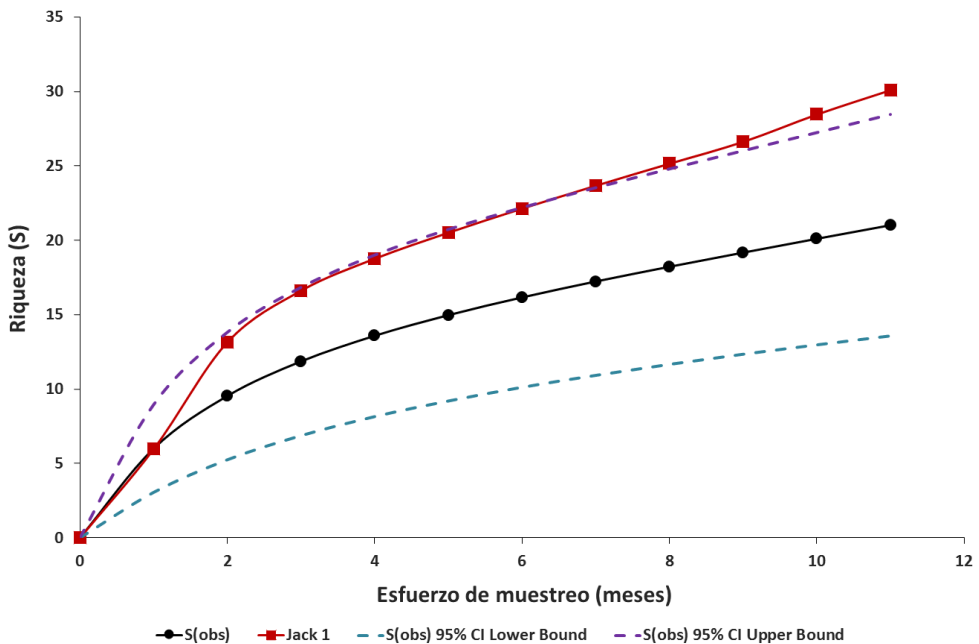
**Género:** *Myioborus*

**Especie:** *Myioborus pictus*      Residente      No endémica      NA      *T. prodigiosa*; 2  
*T. usneoides*; 1  
*Tillandsia* sp.; 3

---

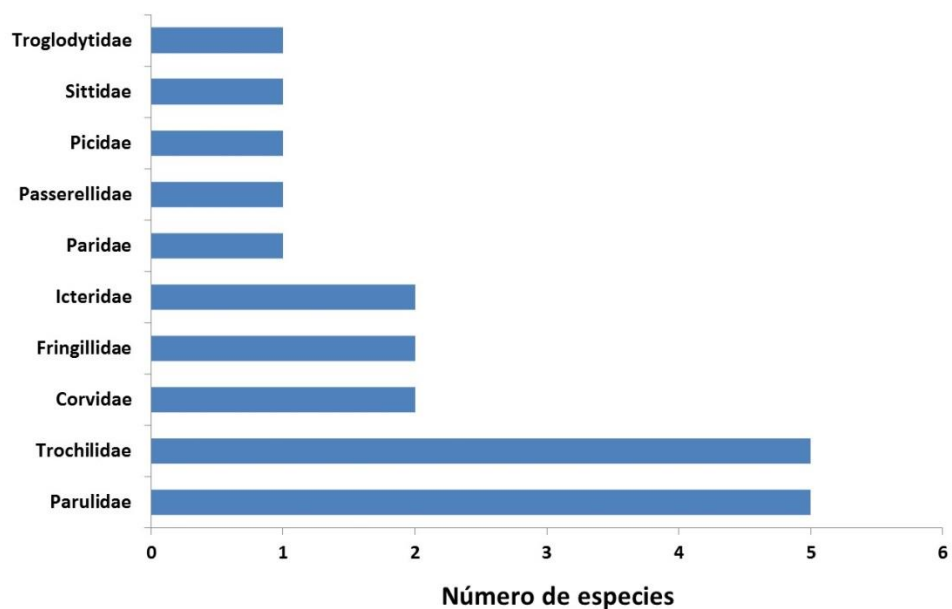


**Figura 1.** Curva de acumulación de especies de aves que visitaron epífitas en Tooxi usando los modelos de dependencia lineal y de Clench, comparados con la riqueza observada (Sobs).

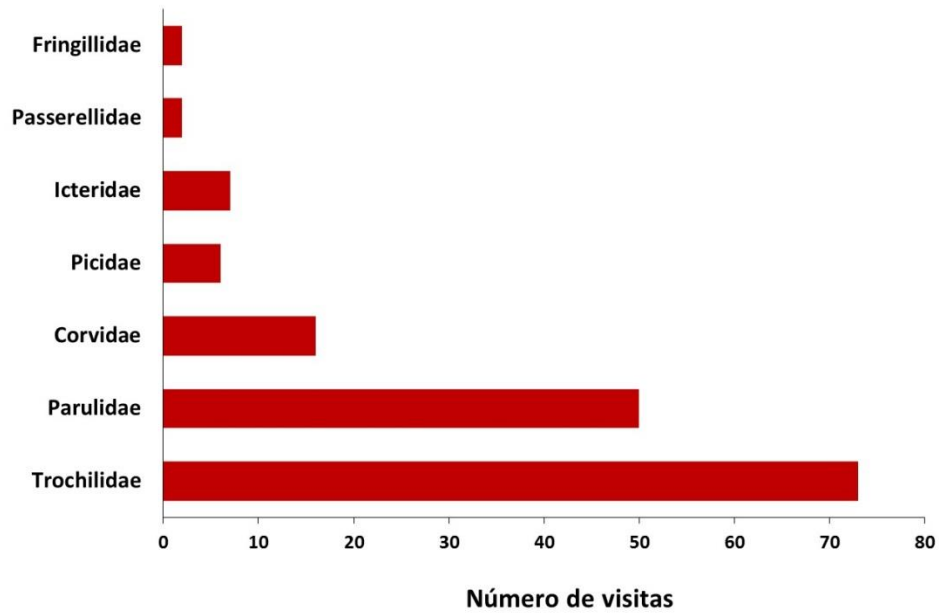


**Figura 2.** Riqueza observada de especies (Sobs) visitantes de epífitas en Tooxí, comparada con la estimación hecha por el estimador no paramétrico Jack 1. Las líneas punteadas señalan la desviación (CI 95%) para la riqueza observada.

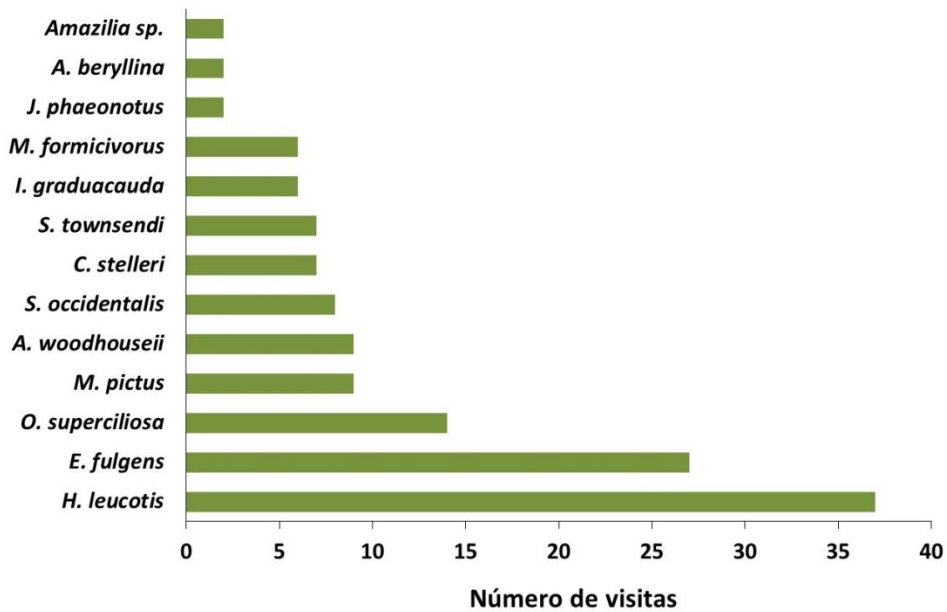
Las principales familias visitantes, por número de especies, fueron Parulidae y Trochilidae (Fig. 3), con cinco especies cada una. En cuanto a la frecuencia de visitas, la familia Trochilidae con 69 visitas, seguida de Parulidae con 28, obtuvo el mayor número de registros de interacción (Fig. 4). *Hylocharis leucotis* realizó más visitas a las plantas, seguida de *Eugenes fulgens* (ambas de la familia Trochilidae) y *Oreothlypis superciliosa* (Parulidae), con 33, 27 y 11 visitas, respectivamente (Fig. 5).



**Figura 3.** Familias de aves visitantes a epífitas y número de especies por familia.



**Figura 4.** Número de visitas realizadas por familia de ave.



**Figura 5.** Especies de aves con el mayor número de visitas a epífitas.

En tanto que las especies migratorias de invierno que visitaron epífitas fueron tres (Cuadro 1), todas pertenecientes a la familia Parulidae y al género *Setophaga* (*Setophaga occidentalis*, *S. townsendi*, *S. coronata*). Dos especies que visitaron epífitas (*Icterus*



*graduacauda* y *Junco phaeonotus*) son consideradas cuasiendémicas, es decir, se trata de aves cuya distribución más allá de las fronteras políticas de México no rebasa 35, 000 m<sup>2</sup> (González-García y Gómez de Silva, 2002). En cuanto a su estatus de conservación, ninguna especie visitante de epífitas está considerada dentro de la NOM-059 (SEMARNAT, 2010). Todos los colibríes (Trochilidae) se encuentran dentro del Apéndice II de la CITES.

### **Usos y recursos obtenidos de las epífitas**

En total se registraron 101 visitas de aves a epífitas vasculares en los muestreos, dentro de las cuales el grupo más visitado fue el de las bromelias, con 100 visitas. El tipo de bromelias que recibió el grueso de visitas fue el tipo tanque, y dentro de esta categoría la mayoría (35 visitas) correspondió a la especie *Tillandsia bourgaei* (Cuadro 2). Sólo se registró una visita a una especie de orquídea y no se registraron visitas a las crasuláceas ni a los helechos. Las bromelias tanque más visitadas fueron las englobadas en la categoría *Tillandsia* spp. (individuos no reproductivos de las bromelias en este grupo), seguidas por individuos reproductivos de *T. bourgaei*.

**Cuadro 2.** Especies de epífitas visitadas por aves, agrupadas de acuerdo a su categoría taxonómica.

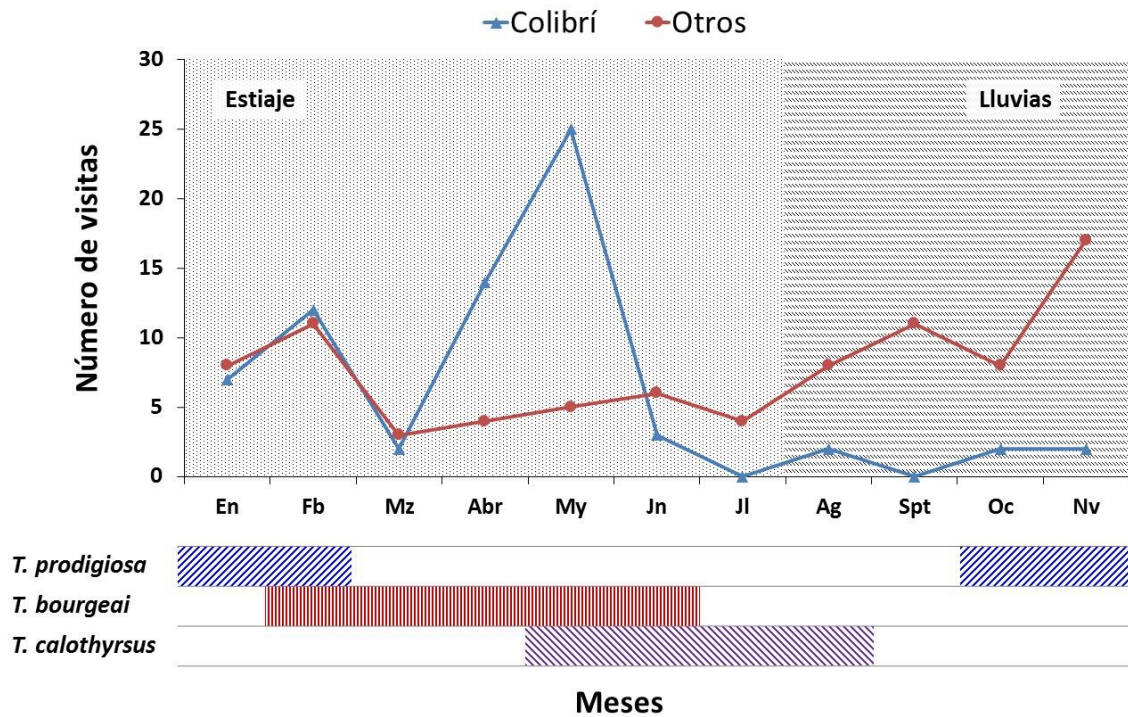
<b>Grupo de epífitas</b>	<b>No. de visitas</b>
<b>Bromelias</b>	<b>100</b>
<b>Atmosférica</b>	<b>4</b>
<i>Tillandsia usneoides</i>	3
<i>Viridantha plumosa</i>	1
<b>Tanque</b>	<b>96</b>
<i>Tillandsia bourgaei</i>	35
<i>Tillandsia prodigiosa</i>	21
<i>Tillandsia calothyrsus</i>	3
<i>Tillandsia spp.</i>	37
<b>Orquídeas</b>	<b>1</b>
<i>Alamania punicea</i>	1

El tipo de interacción con el mayor número de registros fue el de forrajeo, seguido de exploración, con 55 y 43 registros, respectivamente (Cuadro 3). El recurso obtenido con más registros fue el néctar, con 41 interacciones (Cuadro 3). El recurso “indeterminado” se refiere a registros en los que el ave tomó algo de la planta sin que fuera posible identificar el objeto. Dentro de la categoría “exploración” se agrupan comportamientos de especies que no obtuvieron ningún recurso de las epífitas, pero que presumiblemente buscaban invertebrados (Cuadro 3).

**Cuadro 3.** Comportamientos y recursos obtenidos de las visitas registradas a las epífitas

<b>Comportamiento / Recurso obtenido</b>	<b>Registros</b>
<b>Forrajeo</b>	<b>55</b>
Néctar	41
Indeterminado	11
Residuos (bellota)	2
Invertebrados	1
<b>Exploración</b>	<b>43</b>
Ninguno	43
<b>Otros</b>	<b>2</b>
Nidificación	1
Agua	1

La frecuencia de visitas varió a lo largo del año, donde el mayor número de visitas se observó durante la época de estiaje, lo que coincidió con el traslape de las épocas de floración de las especies de bromelias *T. bourgeai* y *T. calothyrsus* (Fig. 6). El mayor pico de visitas para los colibríes se registró durante los meses abril y mayo, donde la mayoría de los individuos reproductivos de *T. bourgeai* estaban en flor. En tanto que, para las aves que no forrajearon néctar, el mayor pico se registró en el mes de noviembre (Fig. 6).

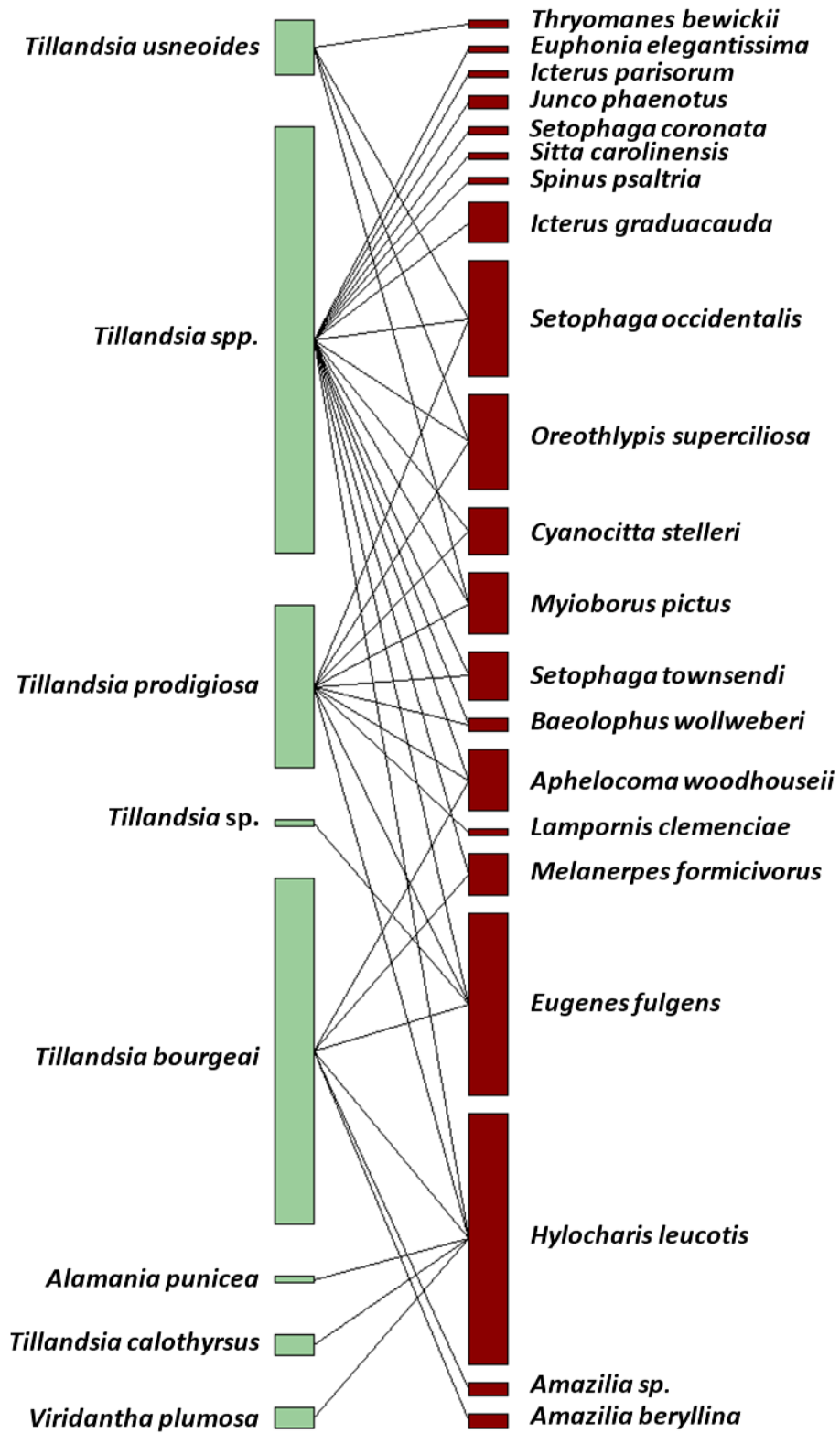


**Figura 6.** Variación temporal del número de visitas de aves a epífitas vasculares, clasificadas como colibríes (línea azul, triángulos) y como otros (línea roja, círculos). Se muestra el periodo de estiaje y de lluvias de la zona. Abajo de la figura se muestra la fenológica floral de las tres especies de bromelias tanque registradas en Tooxí. Se excluye el mes de diciembre, en el que no se registró ninguna interacción.

### Grado de especialización

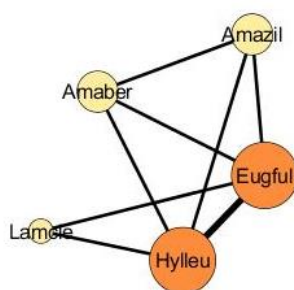
La red de interacciones obtenida para la comunidad de aves y epífitas se muestra en la figura 7. El valor de anidamiento en la red es intermedio (NODF = 56.6), sin considerar el peso de las interacciones. La conectancia ponderada de la red arrojó un valor de 0.17, indicando que la proporción de conexiones establecidas dentro de la red respecto a todas las posibles, fue baja. La asimetría por fuerza de interacciones arrojó un valor positivo (0.2), indicando que la dependencia de las aves hacia las epífitas fue más importante que de las plantas hacia las aves. El valor para la equidad de interacciones (0.6), refleja una dominancia intermedia en las interacciones, o bien, una distribución casi uniforme de especies con alto número de interacciones. Por último, el valor para el grado de especialización ( $H_2 = 0.4$ )

señala una proporción intermedia entre las especies que cumplen papeles similares en la red.



**Figura 7.** Red de interacciones entre las especies de la comunidad de Tooxí. Los nodos de la columna izquierda representan a las especies de epífitas; las de la derecha a las aves.

En cuanto a las mediciones a nivel de centralidad por especie, la red monopartita para los colibríes (Fig. 8) muestra que son dos las especies que ostentan el grado de centralidad más alto en las tres métricas estimadas: *H. leucotis* y *E. fulgens* (Cuadro 4). La centralidad por grado (DC) mide la posición de una especie de acuerdo al número de interacciones que establece; la centralidad por cercanía (CC) toma en cuenta el número de interacciones que hay entre una especie y las demás; mientras que la centralidad por intermediación de vínculos (BC) indica el camino más corto entre otras especies que pasa por una especie (Sazima *et al.*, 2010).



**Figura 8.** Red proyectada de colibríes que visitaron epífitas en Tooxí. Los nodos simbolizan a las especies de aves; las líneas, los vínculos establecidos por visitar las mismas especies de epífitas. El tamaño de los nodos refiere tanto la centralidad por grado como por cercanía. La intensidad del color indica la centralidad por intermediación. El grosor de los vínculos representa el número de veces que las aves compartieron la misma especie de epífita: líneas más gruesas indican más visitas.

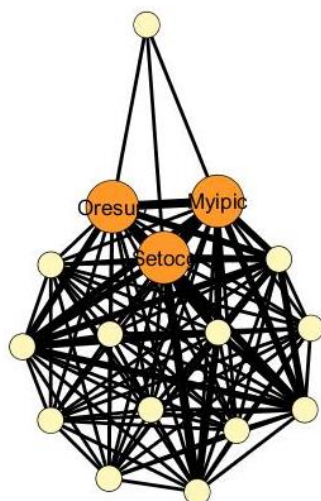
---

**Cuadro 4.** Valores de centralidad para las especies de colibríes que establecieron interacciones con especies de bromelias epífitas en Tooxi.

---

Especie	Intermediación	Cercanía	Grado
<i>Hylocharis leucotis</i>	0.17	1.00	4.00
<i>Eugenes fulgens</i>	0.17	1.00	4.00
<i>Lampornis clemenciae</i>	0.00	0.67	2.00
<i>Amazilia sp.</i>	0.00	0.80	3.00
<i>Amazilia beryllina</i>	0.00	0.80	3.00

Por su parte, la proyección para las aves que visitaron epífitas en busca de recursos diferentes al néctar (Fig. 9), muestra a tres especies con los valores más altos de centralidad, todas pertenecientes a la familia Parulidae: *Oreothlypis superciliosa*, *Setophaga occidentalis* y *Myioborus pictus* (Cuadro 5).



**Figura 9.** Red de las aves que visitaron o usaron epífitas por un recurso distinto del néctar. Los nodos representan a las especies de aves; las líneas son los vínculos que unen a dos especies que visitaron la misma especie de epífita. El tamaño de los nodos y el color de los nodos sigue el mismo patrón que para las aves nectarívoras (Fig. 8). Aparecen etiquetadas sólo las tres especies con los valores de centralidad más altos.

**Cuadro 5.** Valores de centralidad para las especies de aves que visitaron bromelias epífitas en Tooxi en busca de recursos distintos al néctar.

Especie	Intermediación	Cercanía	Grado
<i>Setophaga occidentalis</i>	0.04	1.00	15.00
<i>Oreothlypis superciliosa</i>	0.04	1.00	15.00
<i>Myioboru pictus</i>	0.04	1.00	15.00



<i>Spinus psaltria</i>	0.00	0.94	14.00
<i>Sitta carolinensis</i>	0.00	0.94	14.00
<i>Setophaga townsendi</i>	0.00	0.94	14.00
<i>Setophaga coronata</i>	0.00	0.94	14.00
<i>Melanerpes formicivorus</i>	0.00	0.94	14.00
<i>Junco phaenotus</i>	0.00	0.94	14.00
<i>Icterus parisorum</i>	0.00	0.94	14.00
<i>Icterus graduacauda</i>	0.00	0.94	14.00
<i>Euphonia elegantissima</i>	0.00	0.94	14.00
<i>Cyanocitta stelleri</i>	0.00	0.94	14.00
<i>Baeolophus wollweberi</i>	0.00	0.94	14.00
<i>Aphelocoma woodhouseii</i>	0.00	0.94	14.00
<i>Thryomanes bewikii</i>	0.00	0.56	3.00

### **Características del hábitat que influyen en el uso de epífitas por las aves**

#### **Abundancia de epífitas y aves**

El número de visitas de los colibríes *H. leucotis* y *E. fulgens* no se relacionó significativamente con la abundancia de individuos con estructuras reproductivas de ninguna de las dos especies de bromelias más abundantes (Anexo 4).

#### **Hábitat y visitas de colibríes**

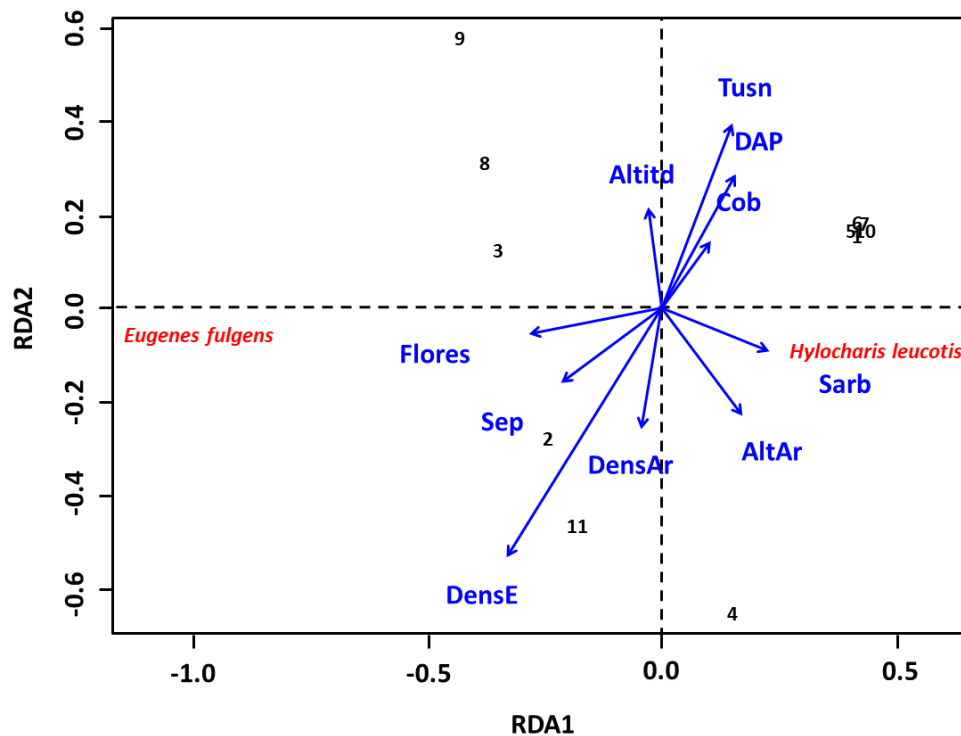
Para el análisis de la asociación entre colibríes y características del hábitat, sólo se tomaron las especies más abundantes, *H. leucotis* y *E. fulgens*, ya que el resto de las especies tuvo menos de tres registros. Al ordenar a estas dos especies conforme a las características del hábitat, de acuerdo con la abundancia de sus visitas se obtuvieron dos ejes canónicos, de los cuales el primero explicó la mayor parte de las correlaciones (Cuadro 6). Al trazar la posición de estas especies en un gráfico de ordenación, se observó que *E. fulgens* se correlacionó con la abundancia de flores, la densidad y riqueza de epífitas, y la densidad de árboles (Fig. 10). A su vez, *H. leucotis* se asoció a la altura y la diversidad de árboles (Fig. 10).

---

**Cuadro 6.** Importancia de los componentes en el análisis de redundancia (RDA) para agrupar a las dos especies de colibríes más abundantes en Tooxí de acuerdo a diez variables del hábitat. Variables: Altd: altitud; DensA: densidad de árboles; Sarb: riqueza de árboles; AltArb: altura promedio de los árboles; Cob: cobertura de los árboles; SEp:

riqueza de epífitas; DensE: densidad de epífitas; DAP: diámetro del tronco; Flor: número de epífitas floreciendo, Tusn: proporción de árboles con *T. usneoides*.

	RDA1	RDA2
Eigenvalor	0.175	0.002
Proporción explicada	0.989	0.0102
Proporción acumulada	0.989	1
Coordenadas de los colibríes		
<i>Eugenes fulgens</i>	-1.0285	-0.05203
<i>Hylocharis leucotis</i>	0.5114	-0.10465



**Figura 10.** Diagrama de ordenamiento de las dos especies más abundantes de colibríes respecto a las características del hábitat en Tooxí. Los números dentro del plano representan los puntos de observación dentro de los sitios.

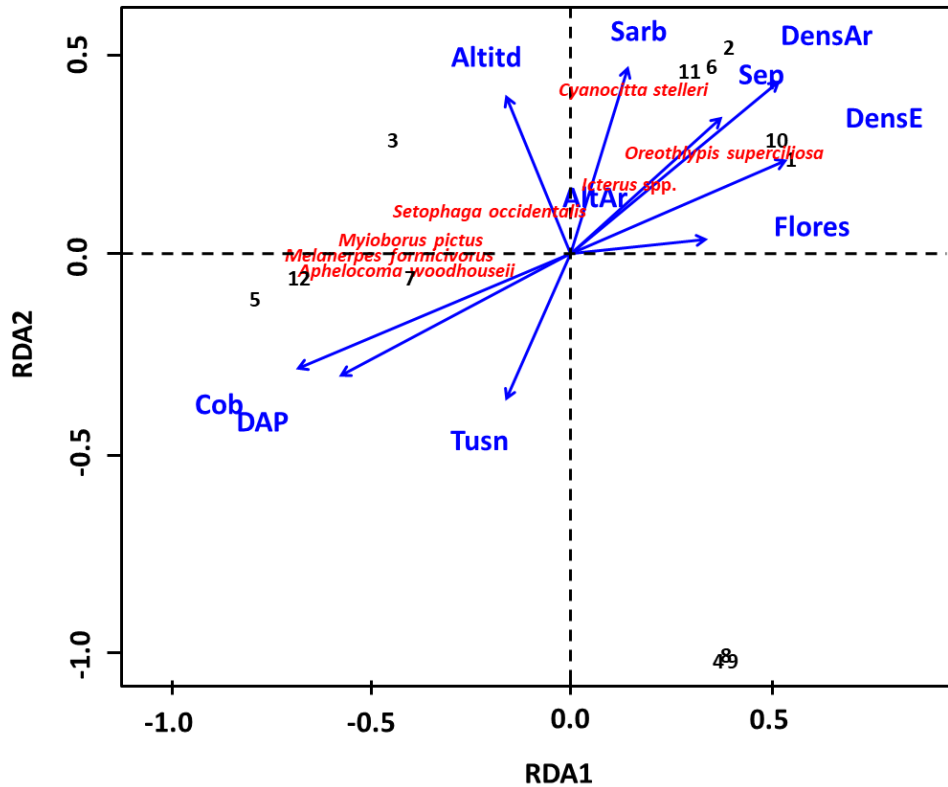
### **Hábitat y visitas de otras aves**

Al aplicar el RDA para agrupar a estas especies de acuerdo a las características del hábitat se obtuvieron ocho ejes canónicos, de los cuales los tres primeros dan cuenta del 70% de la variabilidad de los datos (cuadro 7).

Dos especies (*Aphelocoma woodhouseii* y *Melanerpes formicivorus*) aparecen asociadas a los sitios donde predominan la cobertura y el grosor de los árboles entre las características del hábitat; lo mismo que el parúlido *Myioborus pictus*. Otra especie de parúlido, la migratoria de invierno *Setophaga occidentalis*, aparece asociada también con *M. pictus* en el cuadrante donde predomina la altitud como variable, y con las dos especies mencionadas arriba en el hábitat de árboles más gruesos. Por otra parte, cuatro especies de aves aparecen asociadas a los espacios donde predominan la riqueza, la altura y la densidad de árboles, además de la riqueza y densidad de epífitas, así como la abundancia de epífitas en floración; se trata del córvido *Cyanocitta stelleri*, el parúlido residente *Oreothlypis superciliosa* y dos especies de ictéridos (*Icterus* spp.) (Fig. 11).

**Cuadro 7.** Importancia de los componentes en el análisis de redundancia (RDA) para agrupar a las especies de aves no nectarívoras más abundantes en Tooxí.

	RDA1	RDA2	RDA3
Eigenvalor	0.2183	0.2012	0.1553
Proporción explicada	0.2678	0.2468	0.1906
Proporción acumulada	0.2678	0.5147	0.7053
Coordenadas de las aves			
AphWoo	-0.398	-0.042	-0.123
CyaSte	0.190	0.416	0.537
Icterus	0.111	0.151	-0.080
MelFor	-0.443	0.002	-0.034
MyiPic	-0.380	0.039	0.005
OreSup	0.390	0.256	-0.491
SetOcc	-0.179	0.115	-0.004

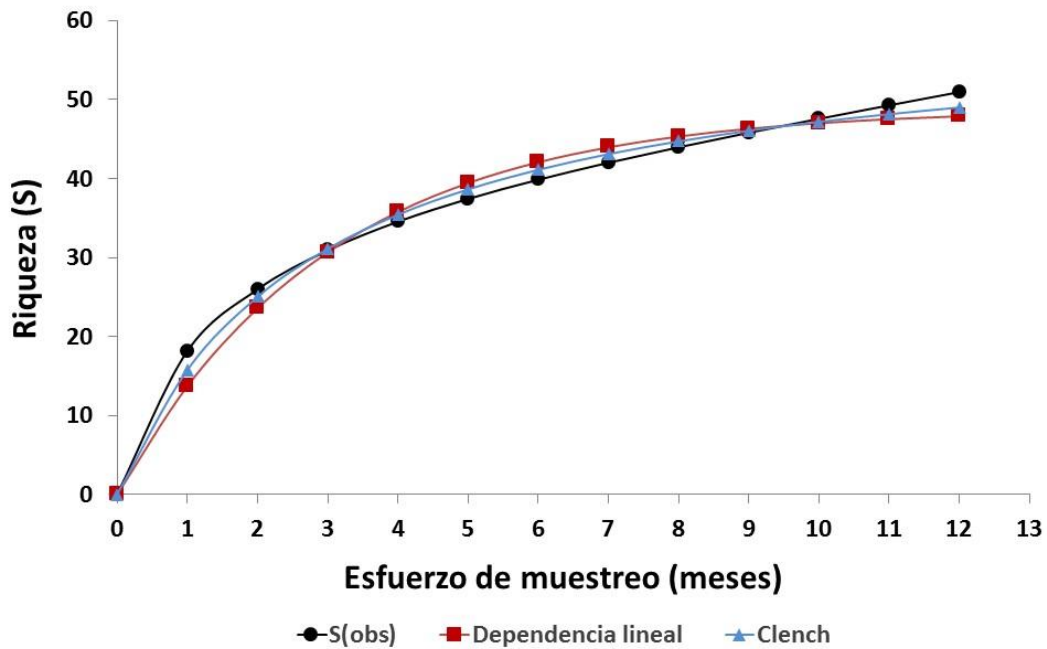


**Figura 11.** Gráfico de dispersión de las especies más abundantes de aves no nectarívoras respecto a las características del hábitat en Tooxí. Los números dentro del plano representan cada punto de observación dentro de los sitios.

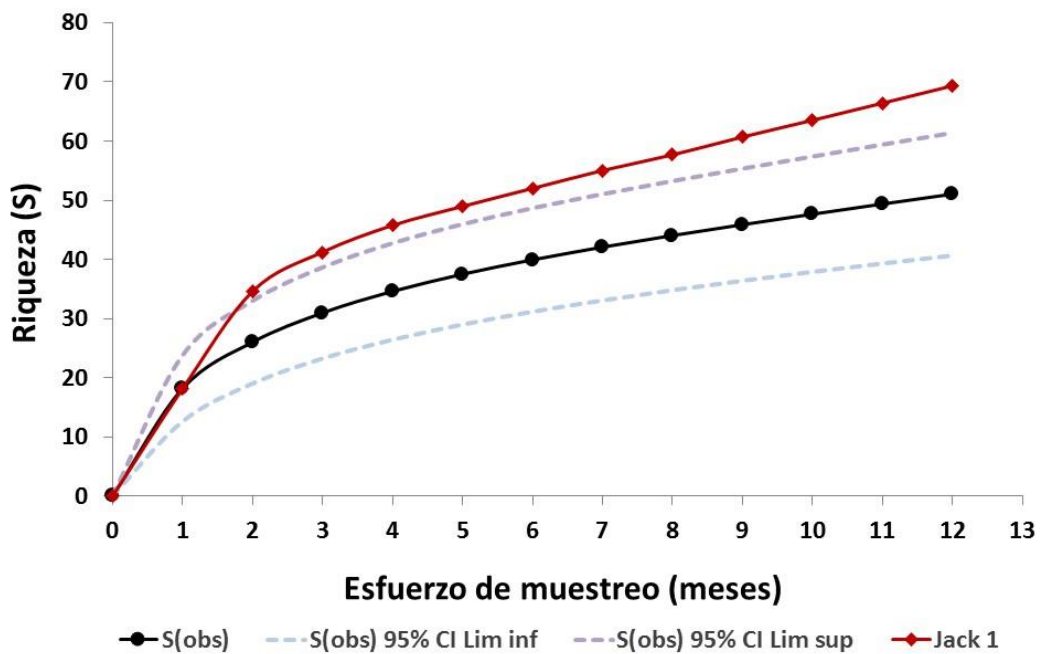
### **Importancia de las epífitas para la comunidad de aves**

En el área de estudio se registraron 51 especies de aves. De acuerdo con por el modelo de Dependencia Lineal la asíntota de la riqueza estimada sería de 49 especies, considerando el esfuerzo de muestreo y la riqueza observada; mientras que con el modelo de Clench sería de 61 especies (Fig. 12). El estimador de riqueza no paramétrico utilizado, Jackknife 1, arrojó un resultado de 69 especies (Fig. 13). De acuerdo con los modelos de acumulación empleados, el esfuerzo de muestreo necesario para alcanzar el 95% de la riqueza total bajo el modelo de Dependencia Lineal sería de 9.08 meses; mientras que de acuerdo con el modelo de Clench sería de 53.99 meses. De acuerdo con estas estimaciones, el 95 % de la riqueza predicha por el modelo de Dependencia Lineal fue alcanzada al noveno mes de

muestreo. La gráfica de la Figura 12 muestra sólo los valores observados y predichos para los 12 meses de muestreos realizados.



**Figura 12.** Curva de acumulación de especies de aves registradas en el bosque de encino en Tooxi usando los modelos de dependencia lineal y de Clench, comparados con la riqueza observada (Sobs).



**Figura 13.** Riqueza observada de especies (Sobs) en el bosque de encino de Tooxí comparada con la riqueza calculada con el estimador no paramétrico Jack 1. Las líneas punteadas muestran la desviación estándar (CI 95%) para la riqueza observada.

De las 51 especies encontradas, 21 especies visitaron epífitas en búsqueda de algún recurso, lo que representa 41% de la riqueza total registrada en el área de estudio (Cuadro 1 y Anexo 1). Cinco de las seis especies de colibríes registradas hicieron uso de epífitas; mientras que en la segunda familia visitante, Parulidae, cinco de 12 especies (41.6%) fueron visitantes de epífitas (Cuadro 1 y Anexo 1). Las dos especies registradas dentro de la familia Corvidae visitaron epífitas, al igual que las dos especies de la familia Icteridae (Cuadro 1 y Anexo 1).

La comunidad de aves estuvo dominada por la especie de colibrí *H. leucotis*, con un total de 113 individuos registrados en los sitios (Anexo 2). La segunda especie, en cuanto a abundancia, fue *Turdus migratorius* (36 individuos), seguido de *Pipilo maculatus* (34 individuos) (Anexo 2). Ninguna de estas dos últimas especies visitó a epífitas en ninguna ocasión. La composición de aves visitantes a epífitas mostró una estructura más equitativa que la de la comunidad en el bosque, dominada también por *H. leucotis*, pero con menor diferencia entre ésta y la segunda especie en abundancia, *E. fulgens*, con 37 y 27 individuos respectivamente (Anexo 2).

## DISCUSIÓN

### **Composición de la comunidad de aves que visita epífitas, usos y recursos obtenidos**

El número de especies de aves que fue registrado como visitante de epífitas (21 especies) no se alejó mucho de las cifras reportadas para otros ecosistemas. Nadkarni y Matelson (1989) enlistan 33 especies (de una riqueza total de 56 en la comunidad) que forrajearon en epífitas en Monteverde, Costa Rica; mientras que Cruz-Angón y Greenberg (2005) registraron 29 especies (de 99 en la comunidad) que utilizaron epífitas como sustrato de forrajeo o nidificación, en Coatepec, México. Sin embargo, es importante señalar que Nadkarni y Matelson (1989) incluyen muérdagos, musgos, líquenes y materia orgánica en su clasificación de epífitas, por lo que el número de especies visitantes a epífitas vasculares sería menor. La principal diferencia entre los estudios de Nadkarni y Matelson (1989) y Cruz-

Angón y Greenberg (2005) sería la composición de la comunidad que visitó epífitas, a nivel de familias de aves. Mientras que en Tooxí no se reportaron especies dentro de la familia Tyrannidae, Vireonidae y Thraupidae, aquellos autores mencionan que éstas se cuentan entre sus registros. Estas diferencias podrían deberse a la diferencia en la composición de epífitas presentes en los sitios de estudio visitadas, pues la diversidad parece ser menor en Tooxí que en Monteverde y Coatepec. Además de la diferente clasificación hecha por Nadkarni y Matelson (1989), Cruz-Angón y Greenberg (2005) mencionan familias de epífitas no registradas en Tooxí (v. g. Araceae y Cactaceae), que ofrecerían frutos a las aves, explicando así la presencia de aves frugívoras entre el componente visitante. La importancia de las aves migratorias dentro de la familia Parulidae en el estudio de Cruz-Angón y Greenberg (2005) se discute más abajo.

Entre los estudios que han abordado directamente las interacciones entre aves y epífitas sólo los de Sillett (1994) y Sillett *et al.* (1997) se ubicaron en un bosque tropical de encino en la Cordillera de Talamanca, Costa Rica. En el primer trabajo, el autor observa la ecología de forrajeo de ocho especies de aves previamente catalogadas como “exploradoras de epífitas”; aunque la categoría “epífita” incluye mantos de briofitas, líquenes y agregaciones de raíces, además de bromelias tipo tanque y las “hojas” de otras epífitas vasculares (Sillett, 1994). Dos especies de aves, *Pseudocolaptes lawrencii* (Furnariidae) y *Chlorospingus pileatus* (Thraupidae) mostraron tendencia a forrajear en epífitas vasculares; sin embargo, sólo el furnárido *P. lawrencii* se especializó significativamente en el uso de bromelias epífitas de tipo tanque (géneros *Guzmania*, *Vriesea* y *Tillandsia*), en comparación con la disponibilidad de otros recursos “epífitos” y “no epífitos” (Sillett, 1994; Sillett *et al.*, 1997). Esta especie obtendría artrópodos alojados en las estructuras de las bromelias, principalmente tijerillas (Dermaptera), grillos (Orthoptera), “arácnidos”, huevecillos y escarabajos (Coleoptera) (Sillett *et al.*, 1997). Es interesante que los autores indican que *P. lawrencii* utiliza principalmente la maniobra denominada “pull” (Sillett *et al.*, 1997), la cual implica “agarrar, jalar, arrancar o rasgar secciones del sustrato con el pico” (Remsen y Robinson, 1990); o bien, “sondeando” en los sustratos de forrajeo: metiendo el pico en aberturas o agujeros para extraer alimento (Remsen y Robinson, 1990). En el encinar de

Tooxí se registró sólo una especie dentro de la familia Furnariidae, el trepatroncos escarchado (*Lepidocolaptes leucogaster*), como parte de la comunidad aviar, pero no como visitante de epífitas. Respecto a la familia Thraupidae, ningún miembro de dicha familia fue registrado en Tooxí. Cestari (2009) también menciona que estas dos familias (Thraupidae y Furnariidae) han sido citadas como visitantes frecuentes de epífitas, en especial la familia Furnariidae que ha sido reportada ya en otros estudios como un taxón compuesto por aves consumidoras de artrópodos y especialistas en explotar elementos del dosel, tales como acumulaciones de hojarasca y bromelias (Remsen y Parker, 1984; Parrini *et al.*, 2010).

Un comportamiento de forrajeo similar al de *P. lawrencii* fue observado en Tooxí en las aves de las familias Icteridae y Corvidae, que fueron registradas en todas las ocasiones “sondeando” en las cavidades de las bromelias o arrancando las hojas secas de las rosetas. La extracción de artrópodos es considerada por estos autores como la causa principal de este tipo de conducta; sin embargo, en Tooxí se observó también la obtención de bellotas retenidas en las estructuras arrosadas de las bromelias tipo tanque a través del comportamiento de sondeo. Las aves observadas desplegando esta conducta pertenecieron a las familias Picidae (*Melanerpes formicivorus*) y Corvidae (*Aphelocoma woodhouseii* y *Cyanocitta stelleri*). En bosques de Norteamérica, las bellotas constituyen hasta el 50 % de la dieta de *M. formicivorus* y son cruciales para su sobrevivencia durante el invierno y su posterior desempeño reproductivo (Koenig y Heck, 1988). Otro tanto ocurre con las charas (género *Aphelocoma*) con un porcentaje similar durante el otoño y el invierno en la misma latitud (Koenig y Heck, 1988). Los córvidos, especialmente las charas, también han sido citados como dispersores del género *Quercus* en bosques de zonas templadas en América y Europa (Gómez, 2003; Kappelle, 2006), y es probable que gran parte de los eventos de exploración registrados para las dos especies en este estudio correspondan a la búsqueda de estos frutos, además de invertebrados.

En Tooxí, los colibríes fueron las aves que más visitas reportaron a epífitas (Cuadro 1; Fig. 4). Esto coincide con lo que se reporta en la revisión hecha por Cestari (2009) y estudios sobre polinización de floras nativas en el Bosque Atlántico brasileño, en donde la familia



Trochilidae aparece como la más citada en visitas a epífitas, debido a la interacción con bromelias (Sazima *et al.*, 1995; Buzato *et al.*, 2000; Varassin y Sazima, 2000; Varassin, 2002; Piacentini y Varassin, 2007). Kessler y Krömer (2000) reportan también que los colibríes polinizan al 61% de las especies de bromelias en los Andes Bolivianos. Las bromelias han desarrollado características florales que favorecen la atracción de colibríes que actúan como polinizadores; por ejemplo: brácteas conspicuas, formas tubulares, flores de larga duración sin aroma y producción prominente de néctar rico en azúcares (Ordano y Ornelas, 2004; Restrepo-Chica y Bonilla-Gómez, 2017).

El número de especies de colibríes citados en los trabajos referidos suele ser mayor que en el bosque de encino de Tooxí. Buzato *et al.* (2000), por ejemplo, registraron hasta 15 especies; mientras que Piacentini y Varassin (2007) registraron nueve especies; ambos en el Atlántico brasileño. Sin embargo, las especies dominantes respecto al uso de las flores son relativamente pocas; por ejemplo, Piacentini y Varassin (2007) reportan dos especies, y Buzato *et al.* (2000) reporten una especie. El mismo patrón registraron Arizmendi y Ornelas (1990) en una selva baja caducifolia al oeste de México, donde una especie residente de colibrí (entre cinco especies registradas) monopolizó los recursos florales formando territorios y orillando a que otros colibríes fueran errantes. En Tooxí se registraron seis especies de colibríes en el bosque de encino, pero sólo dos de ellas (*H. leucotis* y *E. fulgens*) fueron visitantes frecuentes, además de visitar el mayor número de especies de epífitas (Figura 5; Cuadro 1). Estas dos especies, junto al zumbador mexicano (*Atthis heloisa*), serían residentes, ya que fueron registradas a lo largo del año en cada visita mensual. Sin embargo, *A. heloisa* no visitó epífitas, debido quizás a que se trata de una especie pequeña que no ajusta su morfología a la morfología de las flores de bromelias, como ocurre con otras especies de colibríes (Sazima *et al.*, 1995).

La disponibilidad temporal y espacial de las fuentes de néctar influye en la composición de la comunidad de colibríes y en su estructura (dominancia vs. equitatividad; Arizmendi y Ornelas, 1990). Para ser residentes, las especies de colibríes necesitan de un aporte constante de néctar a lo largo del año (Arizmendi y Ornelas, 1990; Kessler y Krömer, 2000).

La floración escalonada de bromelias ha sido observada en el Bosque Atlántico brasileño y se ha argumentado que permite el sustento de los colibríes residentes y disminuye la competencia por polinizadores (Sazima *et al.*, 1995; Buzato *et al.*, 2000; Varassin, 2002; Piacentini y Varassin, 2007). En Tooxí se observó que la floración de las dos bromelias más comunes (*Tillandsia bourgeai* y *T. prodigiosa*) se extiende a lo largo de casi todo el año, con un intervalo no reproductivo de tres meses. Otra especie de epífita, *T. calothyrsus*, podría llenar este hueco en aporte de néctar, pero su abundancia es probablemente no significativa respecto a la de las otras dos, pues sólo se registraron cuatro individuos en los sitios y tres registros de visitas. Por tanto, la fenología de floración de *T. bourgeai* y *T. prodigiosa* podrían incidir en aspectos biológicos y ecológicos de las dos especies de colibríes residentes más abundantes (*H. leucotis* y *E. fulgens*). El zafiro oreja blanca (*H. leucotis*) es un ave que defiende el territorio con recursos florales y que modifica esta conducta conforme a las variaciones temporales en la disponibilidad de néctar y a su propia fenología reproductiva (Márquez-Luna *et al.*, 2015). La disponibilidad de bromelias, floreciendo en una temporada cuando el resto de las plantas no lo hace, posicionaría a estas epífitas como un recurso clave que funcionaría como un suplemento durante el estiaje (Nadkarni, 1994). Asimismo, la misma fenología floral determinaría en parte los hábitos de forrajeo de *E. fulgens*, que visitó principalmente a *T. bourgeai*, pero también a *T. prodigiosa*. Es presumible que esta especie siga un comportamiento de rutero (*trap-liner*) debido a sus requerimientos energéticos, pues se trata de un ave relativamente grande (Howel y Webb, 1995; Snow y Teixeira, 1982; Sazima *et al.*, 1995; Sazima *et al.*, 1996; Buzato *et al.*, 2000) y dicho patrón de forrajeo se asocia con plantas que producen pocas flores por día, por largos periodos de tiempo, como es el caso de las bromelias tipo tanque (Ackerman, 1986; Escobedo-Sarti, 2007). Esta dinámica conductual ha sido observada en otras especies de colibríes relativamente grandes en el Bosque Atlántico brasileño (Snow y Teixeira, 1982) y se ha sugerido en el bosque seco del Pacífico mexicano (Arizmendi y Ornelas, 1990).

La segunda familia en orden de frecuencia de visitas a epífitas en Tooxí, fue Parulidae. Aunque Sillett (1994) incluye a una especie de parúlido (*Myioborus torquatus*) en sus observaciones de aves especializadas en el uso de recursos epífitos, esta especie utilizó

principalmente briofitas como sustrato de forrajeo y en muy baja proporción epífitas vasculares. En general, esta familia ha sido muy poco representada en las interacciones ave-epífita (Cestari, 2009); sin embargo, esta subestimación podría deberse a la ausencia de estudios enfocados a este tipo de interacciones. Por ejemplo, el trabajo de Cruz-Angón y Greenberg (2005) habla de la importancia de las epífitas como sustrato de forrajeo y nidificación para algunas especies de esta familia. Se ha comprobado que por sus características arquitectónicas y estructurales las epífitas incrementan la diversidad de artrópodos al brindarles refugio y alimento (Stuntz *et al.* 2002b; Angelini y Silliman, 2014). Las bromelias tipo tanque son el mejor ejemplo (Sillett, 1994; Sillett *et al.*, 1997; Stuntz *et al.*, 2002b), pero las atmosféricas también pueden albergar microfauna potencialmente aprovechable por las aves, como señalan Angelini y Silliman (2014) sobre *T. usneoides*. En Tooxí tres especies de parúlidos (*Thryomanes bewickii*, *Myioborus pictus* y *Setophaga occidentalis*) fueron observadas explorando esta bromelia. Dos de estas especies son residentes reproductivas del encinar, mientras que una de ellas (*S. occidentalis*) es una migratoria invernal que visitó *T. usneoides* en 30% de sus interacciones con epífitas. Stuntz *et al.* (2002b) también reportaron la presencia de artrópodos en orquídeas, aunque en el área de estudio no se registró ninguna visita a ninguna especie de esta familia.

Un aspecto a destacar de la comunidad de aves en Tooxí es la presencia de aves migratorias que interactúan con epífitas. Con excepción del trabajo de Cruz-Angón y Greenberg (2005), que reportan siete especies migratorias significativamente abundantes en parcelas con epífitas, no se había reportado este elemento de la comunidad. En Tooxí se registraron 10 especies de aves migratorias neotropicales o visitantes de invierno, siete de ellas pertenecientes a la familia Parulidae, familia ausente en estudios previos (nuevamente exceptuando a Cruz-Angón y Greenberg, 2005). La importancia de las epífitas para estas especies consistiría en que forman parte de los recursos necesarios que las aves requieren para encontrar alimento. Johnson y Sherry (2001) discuten cómo la disponibilidad de artrópodos influiría sobre la aptitud de las aves migratorias en el aprovisionamiento de nutrientes para retornar a sus sitios de reproducción durante la primavera. La abundancia de artrópodos en la vegetación podría determinar la distribución espacial e influir en

aspectos conductuales (v. g. segregación de territorios entre machos y hembras) de las aves migratorias en los sitios donde pasan el invierno (Johnson y Sherry, 2001). De esta forma las bromelias, al formar parte integral del dosel y facilitar una gran diversidad de invertebrados (Stuntz *et al.* 2002b; Angelini y Silliman, 2014), contribuirían parcialmente al desempeño de las aves migratorias durante el regreso y la permanencia en sus sitios de reproducción.

Las plantas epífitas, básicamente bromelias, brindaron a la comunidad de aves recursos que ya habían sido documentados para ecosistemas tropicales. El néctar fue aprovechado por los colibríes de manera previsible, debido a la dominancia de las bromelias en el área de estudio, y se observó también que la conducta de estas aves fue similar a la reportada en otros estudios. Por otra parte, el uso de epífitas como sustrato de forrajeo por aves en búsqueda de artrópodos correspondió también a los usos reportados previamente. Destaca la presencia de familias de aves distintas en este tipo de uso, tales como Corvidae, Icteridae y Parúlidae; esta última especialmente interesante por la composición de aves migratorias de invierno que hicieron uso de las plantas.

### **Grado de especialización**

De acuerdo con Bascompte *et al.* (2003) la mayoría de las redes de interacción (mutualistas y tróficas) tienen un patrón altamente anidado. En la red de Tooxí tenemos en cambio un anidamiento intermedio. Se ha postulado una serie de factores que influyen en el anidamiento de las redes de interacción; entre las hipótesis más utilizadas se encuentran las que se basan en modelos neutrales, donde la abundancia de las especies determina la estructura de las interacciones (Krishna *et al.*, 2008). Bajo un modelo neutral, la probabilidad de que dos especies interactúen en un ecosistema es aleatoria; la abundancia de las especies influye en las interacciones pero no su identidad taxonómica ni sus rasgos biológicos (Vázquez *et al.* 2008). Por otra parte, se ha postulado que los rasgos biológicos y ecológicos de las especies limitan la neutralidad en las interacciones, provocando la especialización y el surgimiento de vínculos prohibidos (Vizentin-Bugoni *et al.*, 2014).

El patrón de anidamiento intermedio observado en Tooxí sería producto tanto de la abundancia de una sola especie, el colibrí *H. leucotis*, como de su relativa especialización en el uso de una especie de bromelia muy abundante (*T. prodigiosa*). El número de visitas del colibrí *E. fulgens* hacia la misma especie de bromelia contribuiría a generar la estructura observada en la red. Al mismo tiempo, la gran abundancia de bromelias sin flores influiría con fuerza sobre la estructura de la red. Sin embargo, tanto el grado de anidamiento como el de especialización, así como la baja conectancia de la red, indican que la abundancia de las especies no es el único factor que determina las interacciones de entre aves y epífitas. Por una parte existe cierta especialización en el uso que hacen los colibríes hacia las dos especies de bromelias más comunes con flores capaces de ofrecerles néctar. Es cierto que tanto *H. leucotis* como *T. prodigiosa* son muy abundantes en el área de estudio, pero esta bromelia fue casi la única visitada por el ave, considerando el número de visitas entre esta y el resto de plantas visitadas. Esto podría deberse al ajuste morfológico entre estas dos especies y al desajuste del colibrí con la segunda tillandsia más común, *T. prodigiosa*, con corolas más grandes que la primera. En cambio, *E. fulgens*, colibrí de talla mayor que el primero, hizo un uso más frecuente de la segunda bromelia. El ajuste morfológico entre los colibríes y las flores ya ha sido señalado en otros ecosistemas como un factor que moldea la estructura de las redes de interacción (Vizentin-Bugoni *et al.*, 2014; Maruyama *et al.* 2014). No obstante la importancia de la abundancia en estos casos, no se verificó una correlación significativa entre la abundancia de las bromelias con las visitas de los colibríes en ningún caso, aunque sí una tendencia positiva en el uso de *T. bourgeai*. De igual forma, no se observó una correlación significativa entre la abundancia de las bromelias sin flores, visitadas por las aves en la búsqueda de invertebrados y otros recursos, aunque sí una tendencia positiva. En este caso, la bromelias serían visitadas debido a sus atributos arquitectónicos, que facilitarían el establecimiento de invertebrados y la acumulación de otros recursos (Stuntz *et al.*, 2002b. Esto sería claro en el caso de las bromelias tipo tanque, pero no así en el caso de las atmosféricas, entre las que sólo *T. usneoides* fue visitada con frecuencia en tanto que el resto de las especies fue ignorada. Angelini y Silliman (2014) han señalado ya la importancia de esta especie como fundadora secundaria y facilitadora de

otros organismos. En Tooxí esta especie es abundante y debe contribuir en gran medida a la estructura del dosel; sin embargo, especies como *V. plumosa* y *T. recurvata* son también muy abundantes sin atraer a las aves. De manera que serían los rasgos arquitectónicos de *T. usneoides*, además de su abundancia, los que determinarían su uso por parte de aves insectívoras.

La ocupación del hábitat y el solapamiento fenológico, también han sido incluidos como factores que influyen en la estructura de las interacciones, junto con la abundancia y los ajustes morfológicos (Vizentin-Bugoni *et al.*, 2014; Maruyama *et al.* 2014). En Tooxí la distribución de las dos especies de colibríes más abundantes en hábitats con características distintas podría influir la frecuencia de visitas principalmente en *E. fulgens*, pues la distribución de *H. leucotis* parece responder más a otras características del bosque y menos a la disponibilidad de bromelias, probablemente debido a que es más generalista en el uso de la flora en general. Considerando a las especies centrales entre las aves que visitaron epífitas de manera diferente a los colibríes, su distribución a través de distintos tipos de hábitat no explicaría su uso de las epífitas ya que las tres visitaron a las mismas especies.

La fenología reproductiva de las bromelias es evidentemente el factor decisivo en el uso que hacen los colibríes de estas epífitas, pues el pico de visitas coincide con la floración de la especie más común solapada con otra menos abundante. Como se ha discutido ya, la especialización ocurriría al nivel de las dos especies, siendo que la especie de colibrí más pequeña debe utilizar las flores de *T. bourgeai* sobre las de *T. prodigiosa* probablemente debido al desajuste morfológico. Por parte del resto de las aves, el evento fenológico más importante sería la presencia de las aves migratorias neotropicales (sobre todo parúlidos) a finales de año, como se puede observar por el repunte de visitas ocurrido en este periodo. A ello posiblemente se uniría la incidencia de las lluvias como factor que incrementaría las visitas de las aves pertenecientes a las familias Picidae, Corvidae e Icteridae.

Es interesante destacar un aspecto sobre la conectancia de la red registrada en Tooxí. De acuerdo con la generalidad de los estudios realizados, la conectancia en las comunidades tiende a disminuir conforme el tamaño de la red se incrementa (*i. e.* el número total de

especies involucradas), debido a que la fracción promedio de las interacciones efectivas entre especies es cada vez más chica (Jordano, 1987; Jordano *et al.*, 2009). A su vez, Lara-Rodríguez *et al.* (2012) señalan que en dos de sus ecosistemas evaluados, las redes de colibríes con plantas mostraron valores de conectancia altos, lo que los autores asocian a la perturbación del hábitat aduciendo que en otros ecosistemas mejor conservados la conectancia es baja. En Tooxí la conectancia de la red fue baja, en un contexto en el que el bosque se encuentra sometido a una constante presión por actividades económicas (principalmente pastoreo). Aunque los factores relativos a la sucesión ecológica y la perturbación no fueron cuantificados en este estudio, al comparar las curvas de rango-abundancia entre las comunidades de aves visitantes de epífitas y aves habitantes del encinar, se puede apreciar que la dominancia es muy distinta entre ambas. El colibrí *H. leucotis* aparece en las dos curvas como la especie dominante, mas en la comunidad del bosque la diferencia de abundancias es muy amplia respecto a la observada en la de visitantes a epífitas. La relativa equidad del componente de aves visitante de epífitas podría explicar el porqué la conectancia de la red corresponde a la de un ecosistema conservado, debido a que la mayor perturbación propiciada por las actividades económicas se verifica en el sotobosque pero no el dosel del encinar.

### **Importancia de las epífitas para la comunidad de aves**

Como se ha mencionado, sólo el trabajo de Cruz-Angón y Greenberg (2005) ha abarcado las interacciones ave-epífita a nivel comunitario en un bosque mesófilo de montaña. Los resultados obtenidos en la comunidad de Tooxí difieren de este estudio en primer lugar en el número de especies, pues aquí se registró el 56% de la riqueza registrada en Coatepec, Veracruz (con 12 familias; dos más que en Tooxí). Asimismo, el número de aves migratorias de invierno registradas en Tooxí fue de 10 especies, 21% de las registradas por esos autores. Sin embargo, el porcentaje de especies de la comunidad que usó epífitas como sustrato de forrajeo fue un poco menor en aquél sitio (36% en Coatepec), pero esto podría deberse a que en nuestro estudio consideramos los eventos de exploración como uso de sustrato de forrajeo. En otro tipo de uso reportado por Cruz-Angón y Greenberg (2005), la nidificación, la diferencia fue grande (17 especies en Coatepec). Sobre la taxonomía de las aves visitantes

en Coatepec, hay coincidencias en dos de las familias más numerosas: Trochilidae y Parulidae (14 y cinco especies, respectivamente); pero aparecen dos más que en Tooxí no fueron registradas como visitantes de bromelias (Tyrannidae y Vieronidae), además de otras menos representadas (v. g. Cuculidae y Trogonidae). La principal diferencia entonces, entre los dos sitios de estudio radica en la composición de la comunidad de aves visitantes y en los usos, pues en aquél sitio de estudio sobresale el uso para nidificación; sin embargo, el porcentaje de la comunidad que hace uso de epífitas no es similar.

## **CONCLUSIONES**

El porcentaje de aves que utilizan de alguna forma las plantas epífitas, principalmente bromelias en el bosque de encino en Tooxí, fue casi del 50%, por lo que podemos concluir que estas plantas conforman un recurso importante para mantener a la comunidad aviar, en especial para las familias Trochilidae y Parulidae. El primer grupo se ha especializado en la explotación de néctar de las bromelias, en tanto que los parúlidos son generalistas en la exploración y uso de sustratos diversos de la vegetación. Los colibríes habían sido ya reportados en estudios de otras latitudes; no así los parúlidos que, con la excepción de un solo trabajo, habían sido poco observados visitando epífitas.

Como en estudios previos, provenientes de otras regiones y ecosistemas, se constató que el néctar es el recurso más buscado por las aves, es decir colibríes, en las epífitas. Desde el punto de vista ecológico, el papel de los colibríes es central debido a la diversidad de especies que polinizan. Desde el punto de vista evolutivo, las especies centrales moldean la historia evolutiva de toda la comunidad al promover el intercambio genético y promover la persistencia de las especies vinculadas a las taxa que interactúan. Al mismo tiempo, la continuidad de bromelias en floración a lo largo del año en el encinar de Tooxí contribuiría a sustentar a estas aves, incluso en temporadas donde otras plantas herbáceas, terrestres, no florecen.

El patrón anidado, que se ha observado como una generalidad en los ecosistemas, implica la interacción de pocas especies generalistas (dos especies de colibríes en Tooxí) con otras generalistas (dos especies de bromelias, principalmente, en nuestro estudio) vinculando en



torno a ellas a muchas especies especialistas. Este tipo de patrón asegura la persistencia de todos los organismos vinculados. Esta forma de auto organización hace resistentes a las comunidades ante perturbaciones aleatorias, evitando cadenas de extinción si uno de los componentes desapareciera. Los factores determinantes de la estructura de la red serían la abundancia de las especies generalistas junto al ajuste de rasgos morfológicos entre aves y plantas, además de la ocupación del hábitat y el solapamiento fenológico.

La presencia de especies insectívoras o que incluyen invertebrados en su dieta revela la importancia de las bromelias como fuente de recursos para estas aves. La disponibilidad de esta fuente de alimento sería clave para las especies migratorias que visitan durante el invierno la zona de estudio, pues contribuyen a su aptitud durante la temporada reproductiva. Esto se aplicaría también a las especies residentes que interactúan con aquellas y además dependerían de las epífitas a lo largo del año.

A pesar de que el bosque de encino en Tooxí se encuentra sometido al peso de actividades económicas tales como el pastoreo y la extracción de recursos forestales maderables y no maderables, la comunidad de aves relacionada con la explotación de plantas epífitas y, en consecuencia del dosel, muestra una equitativa propia de un ecosistema conservada.

Algunos puntos de interés para trabajos futuros sobre el tema dentro del mismo ecosistema serían los siguientes:

- Observar la dinámica de las parvadas mixtas en el uso de las epífitas, pues a lo largo de este estudio se observó la formación de estas parvadas durante el invierno y su disolución en primavera. Algunas especies implicadas dejaron de visitar bromelias durante la primavera.
- Determinar el impacto de la sucesión ecológica sobre las interacciones ave-epífita, pues la zona de estudio experimenta diversas formas de intervención antropogénica y, como se observó en este y otros estudios, esto puede derivar en ocupación diferencial de los hábitats por las aves y en probable variación en los usos de las epífitas.

- Evaluar la producción y la calidad de néctar de las especies de bromelias visitadas con más frecuencia por los colibríes, pues, aunque este estudio no determinó la variación en el ritmo de visitas florales, esta podría ocurrir, modulando diferentes aspectos de las aves, tanto biológicos como ecológicos.

## REFERENCIAS

- Ackerman, J. D. (1986). Coping with the epiphytic existence: pollination strategies. *Selbyana*, 9 (1), 52-60.
- Almazán-Núñez, R. C., Puebla-Olivares, F. & Almazán-Juárez, Á. (2009). Diversidad de aves en bosques de pino-encino del centro de Guerrero, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 25 (1), 123-142.
- Almeida-Neto, M., Guimaraes, P., Guimaraes Jr, P. R., Loyola, R. D., & Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117 (8), 1227-1239.
- Angelini, C., & Silliman, B. R. (2014). Secondary foundation species as drivers of trophic and functional diversity: evidence from a tree–epiphyte system. *Ecology*, 95 (1), 185-196.
- Arizmendi, M. C., & Ornelas, J. F. (1990). Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica*, 22 (2), 172-180.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J., & Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100 (16), 9383-9387.
- Bascompte, J., Jordano, P., & Olesen, J. M. (2006). Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, 312(5772), 431-433.
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2007). Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics.*, 38, 567-593.
- Benzing, D. H. (1990). *Vascular epiphytes. General biology and related biota*. Cambridge University Press. NY
- Bernal, R., Valverde, T., & Hernandez-Rosas, L. (2005). Habitat preference of the epiphyte *Tillandsia recurvata* (Bromeliaceae) in a semi-desert environment in Central Mexico. *Botany*, 83 (10), 1238-1247.
- Blancas-Calva, E., Navarro-Sigüenza, A. G., & Morrone, J. J. (2010). Patrones biogeográficos de la avifauna de la Sierra Madre del Sur. *Revista mexicana de biodiversidad*, 81 (2), 561-568.
- Blüthgen, N. (2010). Why network analysis is often disconnected from community ecology: a critique and an ecologist's guide. *Basic and Applied Ecology*, 11 (3), 185-195.

- Borcard, D., Gillet, F. & Legendre, P. (2011). *Numerical Ecology with R*. Springer: New York, NY.
- Bojorges-Baños, J. C. (2011). Riqueza y diversidad de especies de aves asociadas a manglar en tres sistemas lagunares en la región costera de Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82 (1), 205-215
- Buzato, S., Sazima, M., & Sazima, I. (2000). Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica*, 32 (4), 824-841.
- Cestari, C. (2009) Epiphyte plants use by birds in Brazil. *Oecologia Brasiliensis*, 13 (4), 689–712
- Cestari, C., & Pizo, M. A. (2008). Utilization of epiphytes by birds in a Brazilian Atlantic forest. *Ornitología Neotropical*, 19 (1), 97-107.
- Chesser, R. T.; Burns, K. J.; Cicero C.; Dunn J. L.; Kratter, A. W.; Lovette, I. J.; Rasmussen P. C.; Remsen Jr. J. V.; Rising, J. D.; Stotz, D. F.; & Winker K. (2017). Fifty-eighth supplement to the American Ornithological Society's Check-list of North American Birds. *The Auk: Ornithological Advances*, 134 (5), 751–773
- CITES (Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres). (2017). Apéndices I, II y III. CITES.
- Colwell, R. K. (2013). *EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. Version 9*. <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Corcuera, P., & Zavala-Hurtado, J. A. (2006). The influence of vegetation on bird distribution in dry forests and oak woodlands of western Mexico. *Revista de biología tropical*, 54(2), 657-672.
- Cruz-Angón, A. & Greenberg, R. (2005). Are epiphytes important for birds in coffee plantations? An experimental assessment. *Journal of Applied Ecology*, 42 (1), 150-159.
- Cruz-Angón, A., Sillett, T. S. & Greenberg, R. (2008). An experimental study of habitat selection by birds in a coffee plantation. *Ecology*, 89 (4), 921-927.
- Escobedo-Sarti, G. J. (2007). *Fenología floral y biología reproductiva de Tillandsia prodigiosa (Lem.) Baker*. Tesis de maestría. CIIDIR-IPN. Oaxaca.

- García, D. (2016). Birds in ecological networks: insights from bird-plant mutualistic interactions. *Ardeola*, 63 (1), 151-181.
- Gargiulo, F., Bindi, J., & Apolloni, A. (2015). The topology of a discussion: The #Occupy Case. *PloS one*, 10 (9), e0137191.
- Gill, F. B. (2007). *Ornithology*. W. H. Freeman and Company. N. Y., 758.
- Gómez de Silva, H. & Oliveras de Ita, A. (2002). *Conservación de aves*. Experiencias en México. CIPAMEX. Ciudad de México
- González-García F. & Gómez de Silva-Garza H. (2002). *Especies endémicas: riqueza, patrones de distribución y retos para su conservación*. En Gómez de Silva H. & Oliveras de Ita A. (ed.) *Conservación de aves*. Experiencias en México. CIPAMEX. México, D. F.
- González-Oreja, J., de la Fuente-Díaz-Ordaz, A. A., Hernández-Santín, L., Buzo-Franco, D., & Bonache-Regidor, C. (2010). Evaluación de estimadores no paramétricos de la riqueza de especies. Un ejemplo con aves en áreas verdes de la ciudad de Puebla, México. *Animal biodiversity and conservation*, 33 (1), 31-45.
- Greenberg, R. (1981). Frugivory in some migrant tropical forest wood warblers. *Biotropica*, 13 (3), 215-223.
- Greenberg, R., Bichier, P., Angon, A. C., MacVean, C., Perez, R., & Cano, E. (2000). The impact of avian insectivory on arthropods and leaf damage in some Guatemalan coffee plantations. *Ecology*, 81 (6), 1750-1755.
- Guaraldo, A. C.; Boeni, B. O. & Pizo, M. A. (2013). Specialized seed dispersal in epiphytic cacti and convergence with mistletoes. *Biotropica*, 45 (4), 465-473
- Holmes, R. T. (1990). *Ecological and evolutionary impact of bird predation on forest insects: An overview*. En Morrison *et al.* *Avian foraging: theory, morphology, and applications*; 6-13.
- Holmes, R. T., Schultz, J. C., & Nothnagle, P. (1979). Bird predation on forest insects: an enclosure experiment. *Science*, 206 (4417), 462-463.
- Howell, S.N. & Webb, S. (1995). *A guide to the birds of Mexico and northern Central America*. Oxford University Press. Oxford.
- INEGI (2015). *Carta uso del suelo y vegetación*. Escala 1:250,000. Serie V. Oaxaca de Juárez E14-9

- Johnson, M. D., & Sherry, T. W. (2001). Effects of food availability on the distribution of migratory warblers among habitats in Jamaica. *Journal of Animal Ecology*, 70 (4), 546-560.
- Jordano, P., Vázquez, D., & Bascompte, J. (2009). Redes complejas de interacciones planta-animal. En *Ecología y evolución de interacciones planta-animal: conceptos y aplicaciones* R. Medel, M.A. Aizen and R. Zamora (ed.). Editorial Universitaria, Santiago de Chile, 17–41.
- Kappelle, M. (Ed.). (2006). *Ecology and conservation of neotropical montane oak forests* (Vol. 185). Springer Science & Business Media.
- Kessler, M., & Krömer, T. (2000). Patterns and ecological correlates of pollination modes among bromeliad communities of Andean forests in Bolivia. *Plant Biology*, 2 (6), 659-669.
- Koenig, W. D., & Heck, M. K. (1988). Ability of two species of oak woodland birds to subsist on acorns. *The Condor*, 90 (3), 705-708.
- Krishna, A., Guimaraes Jr, P. R., Jordano, P., & Bascompte, J. (2008). A neutral-niche theory of nestedness in mutualistic networks. *Oikos*, 117(11), 1609-1618.
- Krömer, T., Kessler, M., & Herzog, S. K. (2006). Distribution and Flowering Ecology of Bromeliads along Two Climatically Contrasting Elevational Transects in the Bolivian Andes. *Biotropica: The Journal of Biology and Conservation*, 38(2), 183-195.
- Lavariega, M. C., Martín-Regalado, N., Gómez-Ugalde, R. M., & Aragón, J. (2016). Avifauna de la Sierra de Cuatro Venados, Oaxaca, México. *Huitzil*, 17 (2), 198-214.
- Loiselle, B. A., & Blake, J. G. (2002). Potential consequences of extinction of frugivorous birds for shrubs of a tropical wet forest. *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CABI, Wallingford, UK, 397-405.
- Madison, M. (1977). Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana*, 2 (1), 1-13.
- Márquez-Luna, U., Lara, C., & Ortiz-Pulido, R. (2015). La conducta territorial del Zafiro Oreja Blanca (*Hylocharis leucotis*) es afectada por la disponibilidad de energía. *Ornitología Neotropical*, 26 (1), 13-23.

- Marquis, R. J., & Whelan, C. J. (1994). Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf-chewing insects. *Ecology*, 75(7), 2007-2014.
- Martorell, C., & Ezcurra, E. (2002). Rosette scrub occurrence and fog availability in arid mountains of Mexico. *Journal of Vegetation Science*, 13, 651-662.
- Maya-Elizarrarás, E., & Schondube, J. E. (2015). Birds, charcoal and cattle: Bird community responses to human activities in an oak forest landscape shaped by charcoal extraction. *Forest Ecology and Management*, 335 (1), 118-128.
- Mondragón, D. 2003. *Catálogo de las especies de bromelias encontradas en Santa Catarina Ixtepeji y alrededores*. CIIDIR-Oaxaca.
- Nadkarni, N. M. (1994). Diversity of species and interactions in the upper tree canopy of forest ecosystems. *American Zoologist*, 34 (1), 70-78.
- Nadkarni, N. M., & Matelson, T. J. (1989). Bird use of epiphyte resources in neotropical trees. *Condor*, 91 (4), 891-907.
- Navarro S., A. G. & Sánchez-González , L. A. (2002). La diversidad de las aves. *En Conservación de aves. Experiencias en México*. Gómez de Silva, H. & Oliveras de Ita, A. Eds. CIPAMEX. Ciudad de México
- Navarro-Sigüenza, A. G., E. García T., A. T. Peterson & V. Rodríguez-Contreras. (2004). Aves. In Biodiversidad de Oaxaca, A. J. García-Mendoza, M. de J. Ordóñez & M. A. Briones-Salas (coords.). *Instituto de Biología, Universidad Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza y World Wildlife Fund*, México. D.F., 391-421.
- Ordano, M., & Ornelas, J. F. (2004). Generous-like flowers: nectar production in two epiphytic bromeliads and a meta-analysis of removal effects. *Oecologia*, 140 (3), 495-505.
- Parrini, R., Pacheco, J. F., & Mallet-Rodrigues, F. (2010). Comportamento de forrageamento de *Philydor atricapillus* (Passeriformes: Furnariidae) na Floresta Atlântica do Estado do Rio de Janeiro, região Sudeste do Brasil. *Atualidades Ornitológicas On-line*, 153, 55-61.
- Piacentini, V., & Varassin, I. G. (2007). Interaction network and the relationships between bromeliads and hummingbirds in an area of secondary Atlantic rain forest in southern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 23 (6), 663-671.

- Pinto, R., Barría, I., & Marquet, P. A. (2006). Geographical distribution of *Tillandsia lomas* in the Atacama Desert, northern Chile. *Journal of Arid Environments*, 65 (4), 543-552.
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Remsen Jr, J. V. (1985). Community organization and ecology of birds of high elevation humid forest of the Bolivian Andes. *Ornithological Monographs*, 36, 733-756.
- Remsen Jr, J. V., & Parker III, T. A. (1984). Arboreal dead-leaf-searching birds of the Neotropics. *Condor*, 36-41.
- Remsen Jr, J. V., & Robinson, S. K. (1990). A classification scheme for foraging behavior of birds in terrestrial habitats. *Studies in Avian Biology*, 13, 144-160.
- Reyes-García, C., Mejía-Chang, M., & Griffiths, H. (2012). High but not dry: diverse epiphytic bromeliad adaptations to exposure within a seasonally dry tropical forest community. *New Phytologist*, 193 (3), 745-754.
- Rodríguez-Flores, C. I., Ornelas, J. F., Wethington, S., & del Coro Arizmendi, M. (2019). Are hummingbirds generalists or specialists? Using network analysis to explore the mechanisms influencing their interaction with nectar resources. *PloS one*, 14 (2), e0211855.
- Rundel, P. W., & Dillon, M. O. (1998). Ecological patterns in the Bromeliaceae of the lomas formations of Coastal Chile and Peru. *Plant Systematics and Evolution*, 212 (3-4), 261-278.
- Santos, A.R., A.L. Hernández, M.C. Lavariega & R.M. Gómez-Ugalde. (2013). Diversidad de aves en cultivos de Santa María Yahuique, Sierra Madre de Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 4, 1241-1250.
- Sazima, I., Buzato, S. & Sazima, M. (1995). The Saw-Billed Hermit *R. naevius* and its flowers in Southeastern Brazil. *Journal Fur Ornithologie*, Berlin, 136 (2), 195-206.
- Sazima, I., Buzato, S., & Sazima, M. (1996). An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a montane forest in southeastern Brazil. *Plant Biology*, 109 (2), 149-160
- Sazima, C., Guimarães, P. R., Dos Reis, S. F., & Sazima, I. (2010). What makes a species central in a cleaning mutualism network?. *Oikos*, 119 (8), 1319-1325.



- Secretaría de Medio Ambiente & Recursos Naturales. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*. México.
- Schmid, S., Schmid, V. S., Zillikens, A., Harter-Marques, B., & Steiner, J. 2011. Bimodal pollination system of the bromeliad *Aechmea nudicaulis* involving hummingbirds and bees. *Plant Biology*, 13 (1), 41-50
- Shannon, P., Markiel, A., Ozier, O., Baliga, N. S., Wang, J. T., Ramage, D., Amin, N., Schwikowski & Ideker, T. (2003). Cytoscape: a software environment for integrated models of biomolecular interaction networks. *Genome research*, 13(11), 2498-2504.
- Sillett, T. S. (1994). Foraging ecology of epiphyte-searching insectivorous birds in Costa Rica. *Condor*, 96 (4), 863-877.
- Sillett, T. S., James, A., & Sillett, K. B. (1997). Bromeliad foraging specialization and diet selection of *Pseudocolaptes lawrencii* (Furnariidae). *Ornithological Monographs*, (48), 733-742.
- Snow, D. W., & Teixeira, D. L. (1982). Hummingbirds and their flowers in the coastal mountains of southeastern Brazil. *Journal für Ornithologie*, 123 (4), 446-450.
- StatSoft, Inc. (2007). STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com).
- Stuntz, S., Simon, U. & Zotz, G. (2002a). Rainforest air-conditioning: the moderating influence of epiphytes on the microclimate in tropical tree crowns. *Int J Biometeorol*, 46 (2), 53-59.
- Stuntz, S., Ziegler, C., Simon, U., & Zotz, G. (2002b). Diversity and structure of the arthropod fauna within three canopy epiphyte species in central Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 18 (2), 161-176.
- Torgersen, T. R., Mason, R. R., & Campbell, R. W. (1990). *Predation by birds and ants on two forest insect pests in the Pacific Northwest*. *Studies in avian biology*, 13, 14-19.
- Watson, D. M. (2001). Mistletoe: A keystone resource in forests and woodlands worldwide. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32 (1), 219-249.

- Wells, M. T. (2016). Bromeliad density correlates with territories in a cooperatively breeding wren, the Band-backed Wren (*Campylorhynchus zonatus*). *The Wilson Journal of Ornithology*, 128(3), 642-646.
- Whelan, C. J., Wenny, D. G., & Marquis, R. J. (2008). Ecosystem services provided by birds. *Annals of the New York academy of sciences*, 1134 (1), 25-60.
- Whelan, C. J., Wenny, D. G., & Marquis, R. J. (2008). Ecosystem services provided by birds. *Annals of the New York academy of sciences*, 1134(1), 25-60.
- Wilms J.J.A.M. & Kappelle M. (2006). Frugivorous Birds, Habitat Preference and Seed Dispersal in a Fragmented Costa Rican Montane Oak Forest Landscape. En Kappelle (ed.). *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests*. Springer. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Zotz, G. (2016). *Plants on plants. The biology of vascular epiphytes*. Springer. SW

## ANEXOS

**Anexo 1.** Aves registradas en el bosque de encino de Tooxí, ordenadas de acuerdo a su taxonomía. Se anota su estatus de residencia, grado de endemismo, categoría de protección en la legislación mexicana (Pr = sujeta a protección especial; NA = no incluida) y su abundancia (Ab. = número total de individuos registrados en todos los sitios).

Taxonomía	Residencia	Endemismo	NOM-059	Ab.
<b>Orden:</b> Columbiformes				
<b>Familia:</b> Columbidae				
<b>Género:</b> <i>Patagioenas</i>				
<b>Especie:</b> <i>Patagioenas fasciata</i>	Residente	No endémica	NA	12
<b>Género:</b> <i>Zenaida</i>				
<b>Especie:</b> <i>Zenaida asiatica</i>	Residente	No endémica	NA	1
<b>Orden:</b> Apodiformes				
<b>Familia:</b> Trochilidae				
<b>Género:</b> <i>Eugenes</i>				
<b>Especie:</b> <i>Eugenes fulgens</i>	Residente	No endémica	NA	23
<b>Género:</b> <i>Lampornis</i>				
<b>Especie:</b> <i>Lampornis clemenciae</i>	Residente	Semiendémica	NA	1
<b>Género:</b> <i>Atthis</i>				
<b>Especie:</b> <i>Atthis heloisa</i>	Residente	Endémica	NA	6
<b>Género:</b> <i>Amazilia</i>				
<b>Especie:</b> <i>Amazilia beryllina</i>	Residente	No endémica	NA	2
<b>Especie:</b> <i>Amazilia violiceps</i>	Residente	Semiendémica	NA	1
<b>Género:</b> <i>Hylocharis</i>				
<b>Especie:</b> <i>Hylocharis leucotis</i>	Residente	No endémica	NA	113
<b>Orden:</b> Accipitriformes				
<b>Familia:</b> Accipitridae				

<b>Género:</b> <i>Accipiter</i>					
<b>Especie:</b> <i>Accipiter striatus</i>	Visitante de invierno	No endémica	Pr	1	
<hr/>					
<b>Orden:</b> Trogoniformes					
<b>Familia:</b> Trogonidae					
<b>Género:</b> <i>Trogon</i>					
<b>Especie:</b> <i>Trogon mexicanus</i>	Residente	No endémica	NA	1	
<hr/>					
<b>Orden:</b> Piciformes					
<b>Familia:</b> Picidae					
<b>Género:</b> <i>Melanerpes</i>					
<b>Especie:</b> <i>Melanerpes formicivorus</i>	Residente	No endémica	NA	16	
<b>Género:</b> <i>Picoides</i>					
<b>Especie:</b> <i>Picoides scalaris</i>	Residente	No endémica	NA	2	
<b>Género:</b> <i>Colaptes</i>					
<b>Especie:</b> <i>Colaptes auratus</i>	Residente	No endémica	NA	1	
<hr/>					
<b>Orden:</b> Passeriformes					
<b>Familia:</b> Furnariidae					
<b>Género:</b> <i>Lepidocolaptes</i>					
<b>Especie:</b> <i>Lepidocolaptes leucogaster</i>	Residente	Endémica	NA	1	
<b>Familia:</b> Tyrannidae					
<b>Género:</b> <i>Mitrephanes</i>					
<b>Especie:</b> <i>Mitrephanes phaeocercus</i>	Residente	No endémica	NA	1	
<b>Género:</b> <i>Contopus</i>					
<b>Especie:</b> <i>Contopus pertinax</i>	Residente	No endémica	NA	2	
<b>Género:</b> <i>Myiarchus</i>					
<b>Especie:</b> <i>Myiarchus tuberculifer</i>	Residente	No endémica	NA	1	
<b>Familia:</b> Vireonidae					

<b>Género:</b> <i>Vireo</i>				
<b>Especie:</b> <i>Vireo huttoni</i>	Residente	No endémica	NA	19
<b>Familia:</b> Corvidae				
<b>Género:</b> <i>Cyanocitta</i>				
<b>Especie:</b> <i>Cyanocitta stelleri</i>	Residente	No endémica	NA	10
<b>Género:</b> <i>Aphelocoma</i>				
<b>Especie:</b> <i>Aphelocoma woodhouseii</i>	Residente	No endémica	NA	20
<b>Familia:</b> Paridae				
<b>Género:</b> <i>Baeolophus</i>				
<b>Especie:</b> <i>Baeolophus wollweberi</i>	Residente	No endémica	NA	15
<b>Familia:</b> Aegithalidae				
<b>Género:</b> <i>Psaltriparus</i>				
<b>Especie:</b> <i>Psaltriparus minimus</i>	Residente	No endémica	NA	18
<b>Familia:</b> Sittidae				
<b>Género:</b> <i>Sitta</i>				
<b>Especie:</b> <i>Sitta carolinensis</i>	Residente	No endémica	NA	10
<b>Familia:</b> Troglodytidae				
<b>Género:</b> <i>Troglodytes</i>				
<b>Especie:</b> <i>Troglodytes aedon</i>	Residente	No endémica	NA	3
<b>Género:</b> <i>Thryomanes</i>				
<b>Especie:</b> <i>Thryomanes bewickii</i>	Residente	No endémica	NA	22
<b>Familia:</b> Regulidae				
<b>Género:</b> <i>Regulus</i>				
<b>Especie:</b> <i>Regulus calendula</i>	Visitante de invierno	No endémica	NA	3

**Familia:** Turdidae**Género:** *Myadestes*

<b>Especie:</b> <i>Myadestes occidentalis</i>	Residente	No endémica	Pr	18
---	-----------	-------------	----	----

**Género:** *Catharus*

<b>Especie:</b> <i>Catharus occidentalis</i>	Residente	Endémica	NA	1
--	-----------	----------	----	---

<b>Especie:</b> <i>Catharus guttatus</i>	Visitante de invierno	No endémica	NA	2
--	--------------------------	-------------	----	---

**Género:** *Turdus*

<b>Especie:</b> <i>Turdus migratorius</i>	Residente	No endémica	NA	36
---	-----------	-------------	----	----

**Familia:** Mimidae**Género:** *Toxostoma*

<b>Especie:</b> <i>Toxostoma ocellatum</i>	Residente	Endémica	NA	6
--	-----------	----------	----	---

**Familia:** Ptiliognatidae**Género:** *Ptiliognys*

<b>Especie:</b> <i>Ptiliognys cinereus</i>	Residente	Cuasiendémica	NA	14
--	-----------	---------------	----	----

**Familia:** Fringillidae**Género:** *Euphonia*

<b>Especie:</b> <i>Euphonia elegantissima</i>	Residente	No endémica	NA	6
---	-----------	-------------	----	---

**Género:** *Spinus*

<b>Especie:</b> <i>Spinus psaltria</i>	Residente	No endémica	NA	2
--	-----------	-------------	----	---

**Familia:** Passerellidae**Género:** *Pipilo*

<b>Especie:</b> <i>Pipilo maculatus</i>	Residente	No endémica	NA	34
---	-----------	-------------	----	----

**Género:** *Junco*

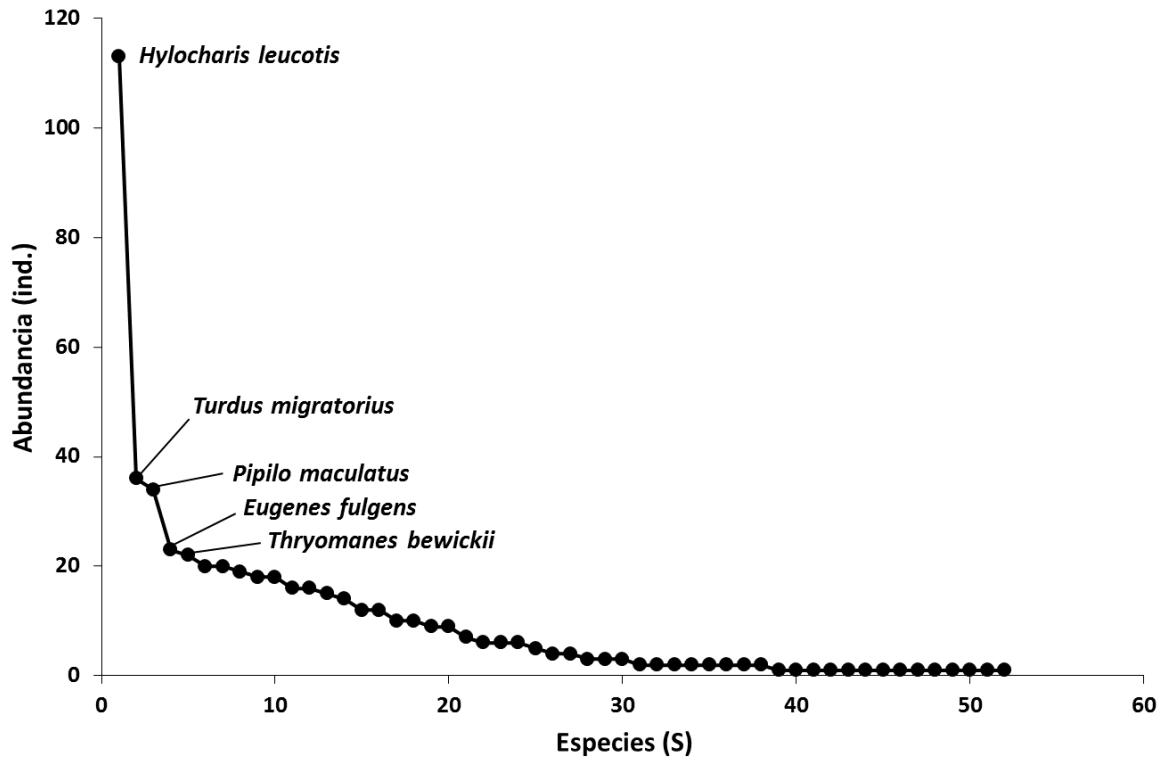
<b>Especie:</b> <i>Junco phaeonotus</i>	Residente	Cuasiendémica	NA	7
---	-----------	---------------	----	---

**Familia:** Icteridae**Género:** *Icterus*

<b>Especie:</b> <i>Icterus graduacauda</i>	Residente	Cuasiendémica	NA	2
--	-----------	---------------	----	---

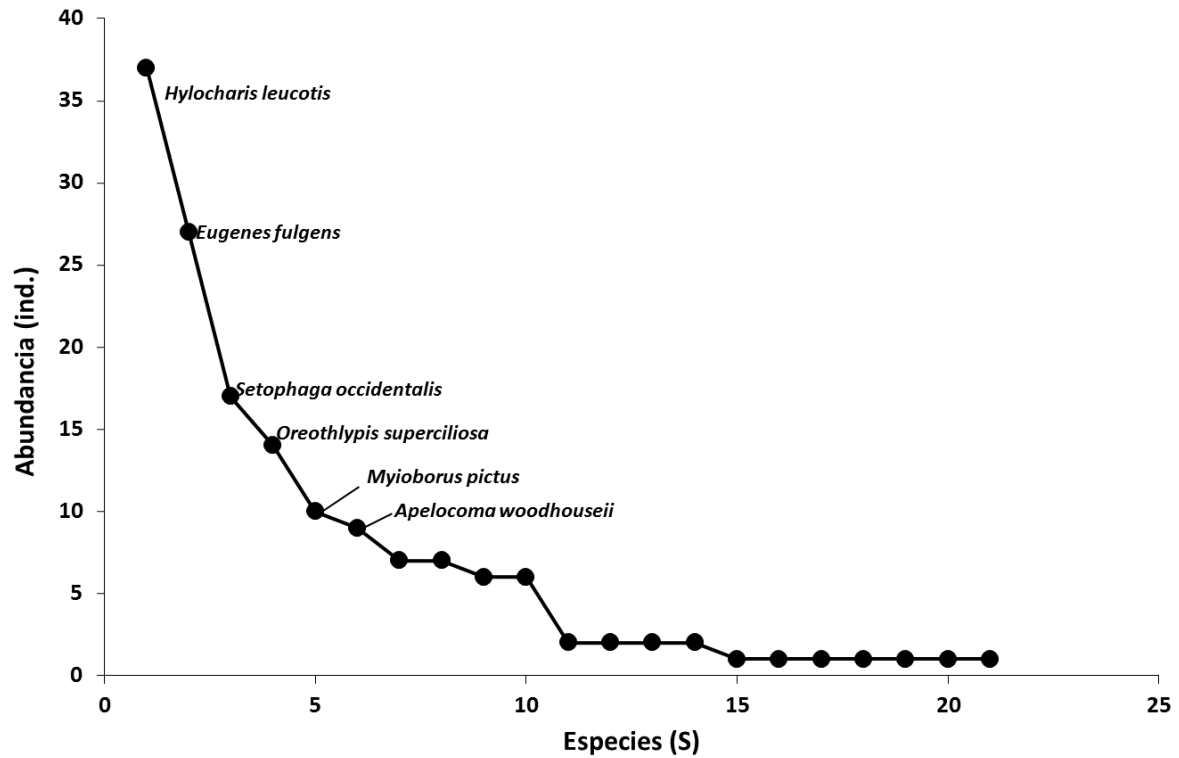
<b>Especie:</b> <i>Icterus parisorum</i>	Residente	No endémica	NA	4
<b>Familia:</b> Parulidae				
<b>Género:</b> <i>Oreothlypis</i>				
<b>Especie:</b> <i>Oreothlypis superciliosa</i>	Residente	No endémica	NA	12
<b>Especie:</b> <i>Oreothlypis celata</i>	Visitante de invierno	No endémica	NA	1
<b>Género:</b> <i>Geothlypis</i>				
<b>Especie:</b> <i>Geothlypis poliocephala</i>	Residente	No endémica	NA	1
<b>Género:</b> <i>Setophaga</i>				
<b>Especie:</b> <i>Setophaga coronata</i>	Visitante de invierno	No endémica	NA	9
<b>Especie:</b> <i>Setophaga nigrescens</i>	Visitante de invierno	No endémica	NA	2
<b>Especie:</b> <i>Setophaga townsendi</i>	Visitante de invierno	No endémica	NA	16
<b>Especie:</b> <i>Setophaga occidentalis</i>	Visitante de invierno	No endémica	NA	5
<b>Género:</b> <i>Basileuterus</i>				
<b>Especie:</b> <i>Basileuterus rufifrons</i>	Residente	Cuasiendémica	NA	4
<b>Género:</b> <i>Cardellina</i>				
<b>Especie:</b> <i>Cardellina pusilla</i>	Visitante de invierno	No endémica	NA	1
<b>Especie:</b> <i>Cardellina rubrifrons</i>	Visitante de invierno	No endémica	NA	1
<b>Género:</b> <i>Myioborus</i>				
<b>Especie:</b> <i>Myioborus pictus</i>	Residente	No endémica	NA	20
<b>Especie:</b> <i>Myioborus miniatus</i>	Residente	No endémica	NA	2
<b>Familia:</b> Cardinalidae				
<b>Género:</b> <i>Piranga</i>				
<b>Especie:</b> <i>Piranga flava</i>	Residente	No endémica	NA	3
<b>Género:</b> <i>Pheucticus</i>				
<b>Especie:</b> <i>Pheucticus melanocephalus</i>	Residente	Semiendémica	NA	9

**Anexo 2.** Curvas de rango abundancia de la comunidad de aves en el bosque de encino de Tooxí y de la comunidad de aves visitantes de epífitas.



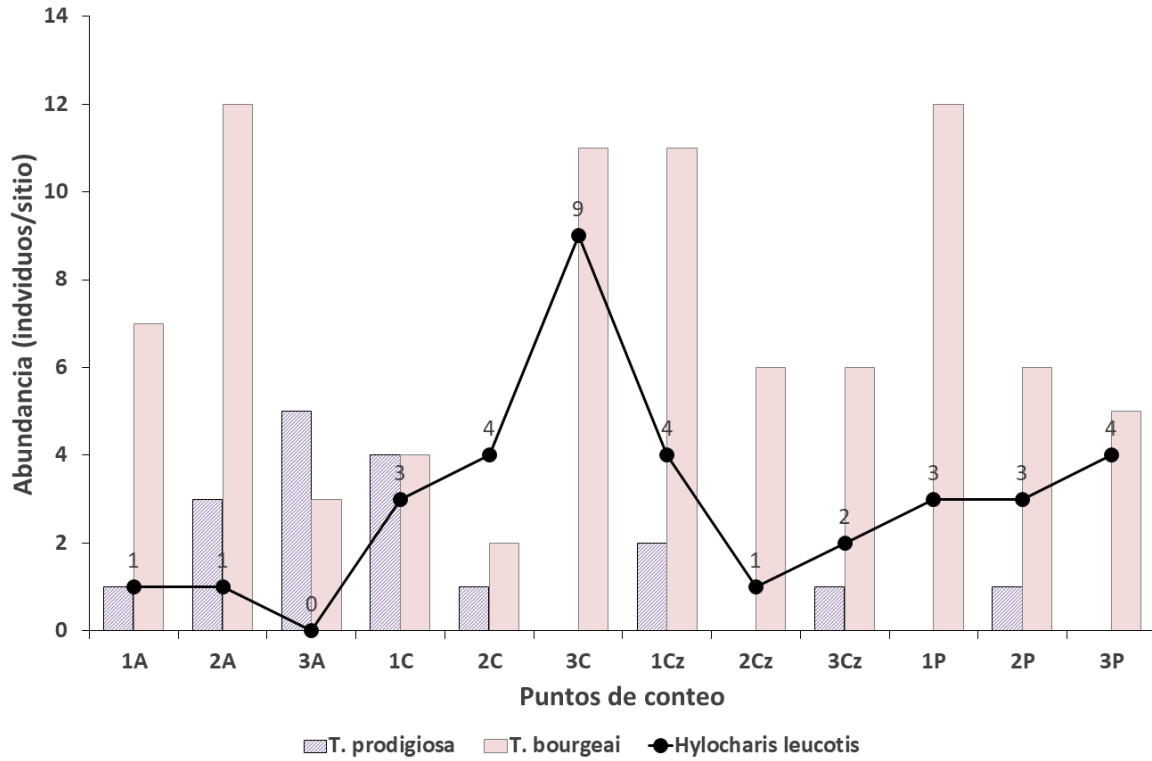
**Figura A2.1.** Curva de rango abundancia de la comunidad de aves de Tooxí. Datos extraídos de los registros hechos en los puntos de conteo más los datos obtenidos de capturas en redes de niebla.



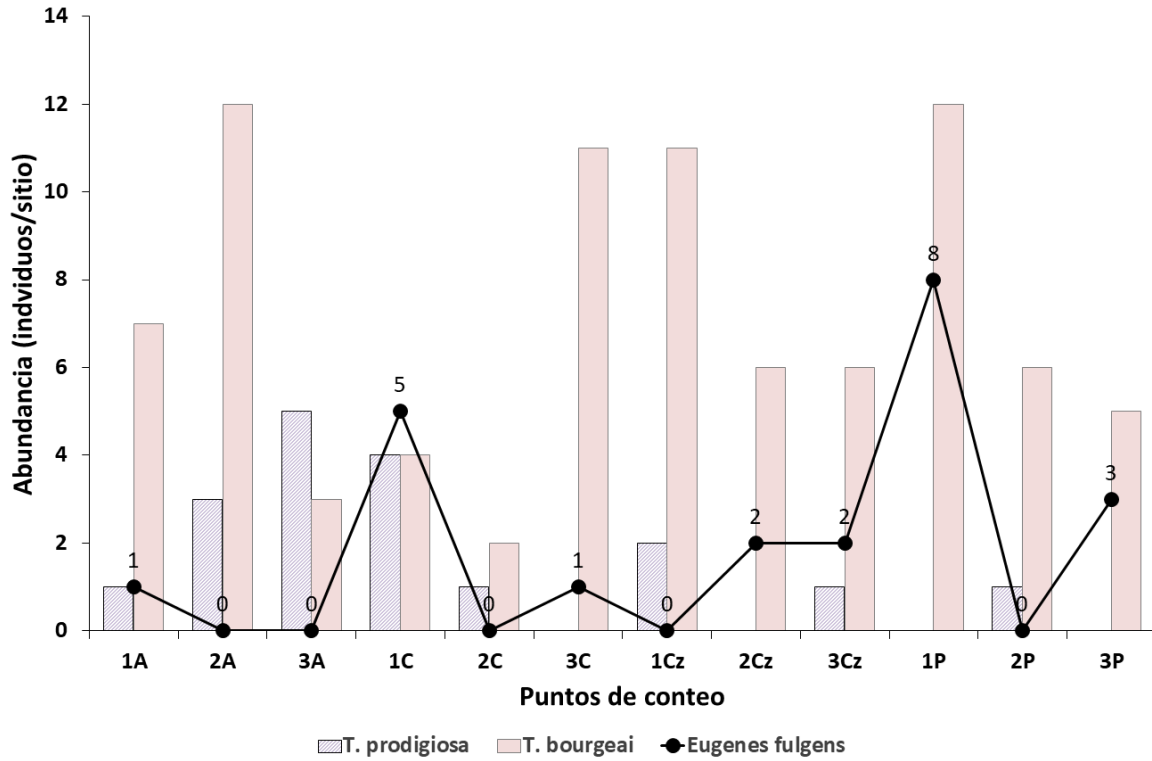


**Figura A2.2.** Curva de rango abundancia de la comunidad de aves visitantes de epífitas en el bosque de encino de Tooxí. Datos de las observaciones directas registradas en puntos de conteo.

**Anexo 3.** Comparación entre la abundancia de las dos especies de epífitas más abundantes y las dos especies de colibríes más abundantes por punto de conteo.

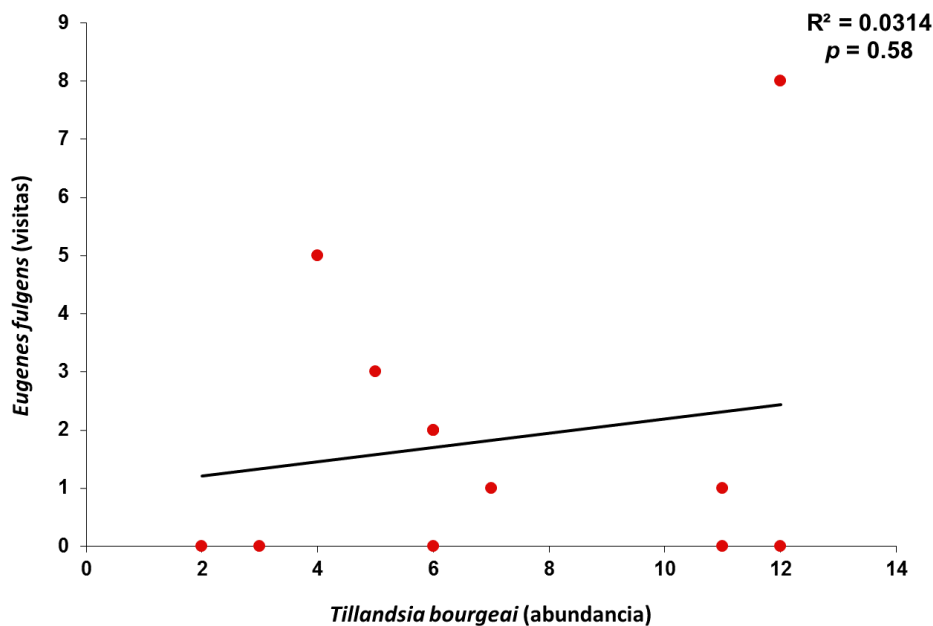


**Figura A3.1.** Abundancia del colibrí *Hylocharis leucotis* por punto de conteo en comparación con la abundancia de las bromelias *Tillandsia prodigiosa* y *Tillandsia bourgeai* por punto de conteo.

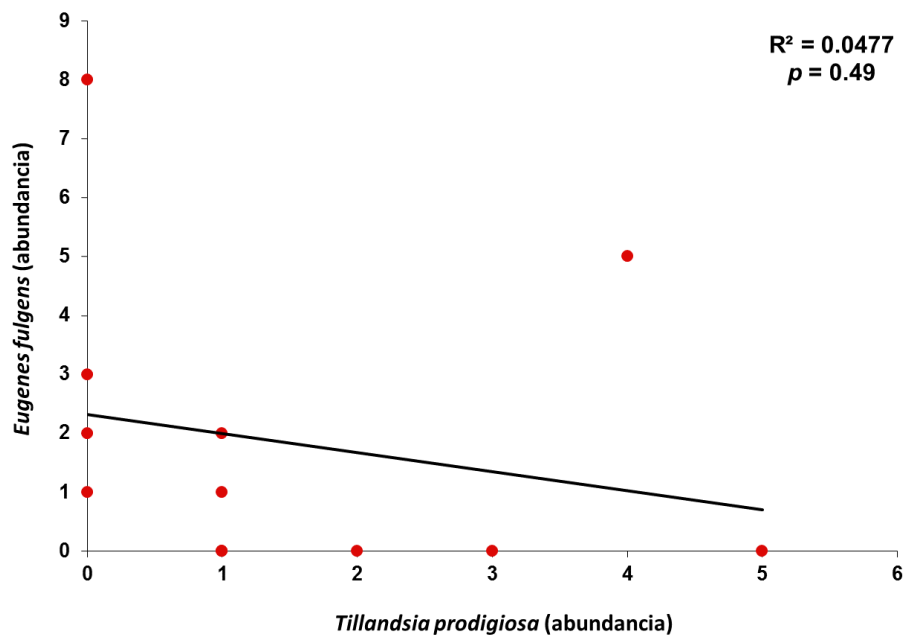


**Figura A3.2.** Abundancia del colibrí *Eugenes fulgens* por punto de conteo en comparación con la abundancia de las bromelias *Tillandsia prodigiosa* y *Tillandsia bourgeai* por punto de conteo.

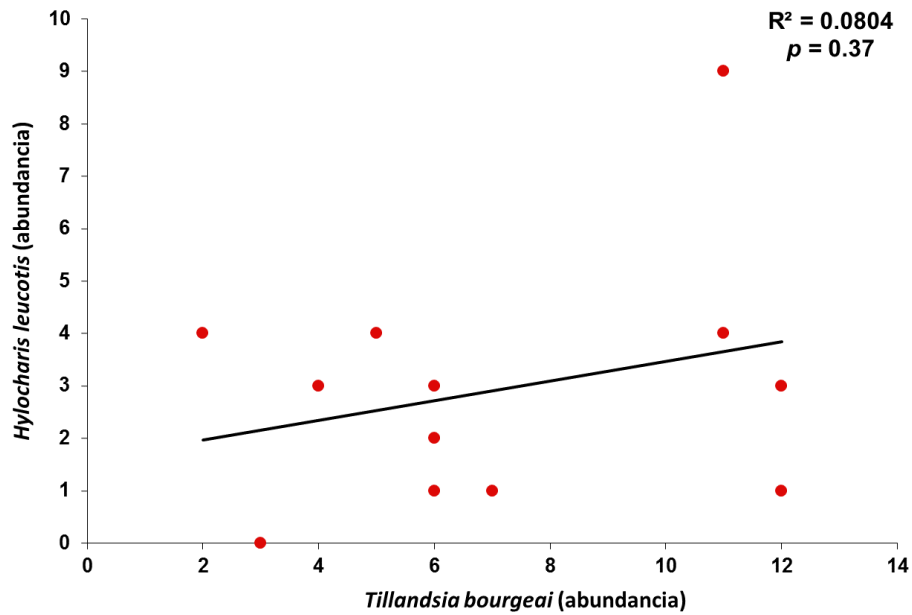
**Anexo 4.** Relación entre la abundancia de dos especies de bromelias epífitas (*Tillandsia bourgeai* y *T. prodigiosa*) y el número de visitas de las especies de colibrí más abundantes (*Eugenes fulgens* y *Hylocharis leucotis*) observadas en puntos de conteo en el bosque de Tooxí.



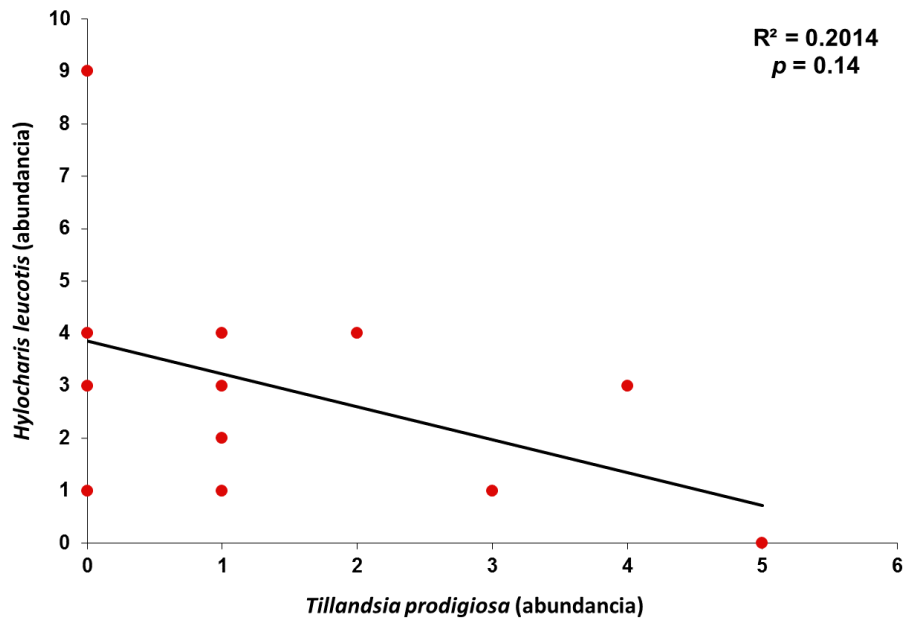
**Figura A4.1.** Regresión lineal entre la abundancia de individuos de *T. bourgeai* con inflorescencias y número de visitas del colibrí *E. fulgens*.



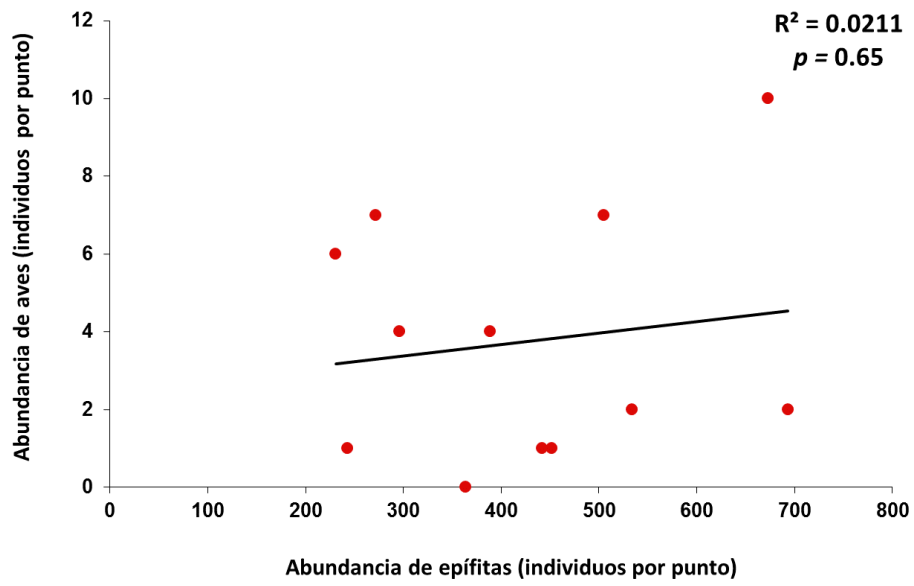
**Figura A4.2.** Regresión lineal entre la abundancia de individuos de *T. prodigiosa* con inflorescencias y número de visitas del colibrí *E. fulgens*.



**Figura A4.3.** Regresión lineal entre la abundancia de individuos de *T. bourgeai* con inflorescencias y número de visitas del colibrí *H. leucotis*.



**Figura A4.4.** Regresión lineal entre la abundancia de individuos de *T. bourgeai* con inflorescencias y número de visitas del colibrí *H. leucotis*.



**Figura A4.5.** Regresión lineal entre la abundancia de epífitas y número de visitas de aves en búsqueda de recursos distintos al néctar.